

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

GUILDES APHIDIPHAGES EN MILIEU OUVERT NON-PERTURBÉ ; IMPACT DE
L'ARRIVÉE D'UN PRÉDATEUR INTRAGUILDE ENVAHISSANT ET STRATÉGIES
DÉFENSIVES D'UN PRÉDATEUR FURTIF

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

ÉLISE BÉLANGER

MARS 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre de la maîtrise en sciences de l'environnement et précédé d'un stage d'initiation à la recherche (BIA4100), tous deux encadrés par Monsieur Éric Lucas du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM et réalisés sur le site du refuge faunique Marguerite-D'Youville (Châteauguay). Ce mémoire par articles comporte trois chapitres et traite particulièrement de deux prédateurs aphidiphages qui utilisent des comportements de prédation uniques et qui interagissent entre eux en tant que compétiteurs pour une même ressource alimentaire.

Le premier chapitre constitue une revue de littérature sur les différents concepts abordés. Le deuxième chapitre traite de l'impact d'une espèce envahissante (coccinelle asiatique) sur la structure des guildes aphidiphages présentes en milieu ouvert, non-perturbé. Le travail d'exploration a débuté lors d'un stage d'initiation à la recherche scientifique et s'est poursuivi durant toute la maîtrise. Suite à cette étude, un article scientifique écrit en anglais, dont je suis la première auteure, a été publié à l'automne 2011 dans la revue scientifique *European Journal of Environmental Sciences*. Finalement, le troisième chapitre de ce présent mémoire traite de mécanismes de défense passive utilisés par un prédateur furtif (cécidomyie du puceron) et des interactions intraguilides entre cette espèce et d'autres prédateurs aphidiphages. Un article rédigé en anglais est présenté dans ce chapitre et sera soumis ultérieurement à une revue scientifique.

REMERCIEMENTS

Je remercie toute l'équipe d'Héritage Saint-Bernard et tout spécialement Monsieur Luc L'Écuyer, directeur de l'organisme, et Monsieur Dominique Gendron, responsable du territoire, de m'avoir donné la chance de réaliser cette étude sur le territoire du refuge faunique Marguerite-D'Youville. Je les remercie de m'avoir laissé un accès illimité au territoire, ainsi que de m'avoir permis d'utiliser le matériel de l'organisme.

Je remercie mon directeur de recherche, Monsieur Éric Lucas, pour son support et son encadrement tout au long de cette maîtrise. Je le remercie également d'avoir cru en moi et de m'avoir permis de dépasser mes limites à travers mon stage d'initiation à la recherche et cette maîtrise. Un merci spécial également à Monsieur Bertrand Fournier, coordonnateur au Service de consultation en analyse de données de l'UQAM. Son expertise en statistiques nous a permis d'éclaircir certains questionnements sur la façon d'analyser les données. Je remercie également les deux correcteurs qui ont participé à la révision de ce mémoire, Mme Béatrix Besner et M. William Vickery ainsi que tous les membres du laboratoire de lutte biologique pour leur expérience et leurs précieux commentaires sur les versions préliminaires.

Finalement, j'aimerais remercier toute ma famille pour leurs encouragements au fil de ces années d'études. Même s'ils ne comprenaient pas toujours les subtilités des différents travaux, et principalement lorsqu'ils étaient écrits en anglais, ils ont toujours été présents et fiers de mes réalisations.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	iii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	x
GLOSSAIRE	xi
RÉSUMÉ	xii
INTRODUCTION	1
Problématique	1
Objectifs	3
CHAPITRE I	
REVUE DE LITTÉRATURE	5
1.1 Les concepts	5
1.1.1 Interactions intraguildes	5
1.1.2 Espèces envahissantes	6
1.1.3 Mécanismes de défense des pucerons	8
1.1.4 Effet de rencontre, de dilution et de la horde égoïste	11
1.1.5 Prédation intragilde	16
1.1.6 Prédation furtive	17

1.2	Le système biologique.....	19
1.2.1	Territoire.....	19
1.2.2	Plante hôte	21
1.2.3	Pucerons: proies extraguildes	21
1.2.4	Cécidomyiidae: proie intragilde et prédateur furtif	23
1.2.5	Prédateurs intraguildes et chercheurs actifs.....	25
1.2.6	<i>Harmonia axyridis</i> : Prédateur intragilde et chercheur actif	28

CHAPITRE II

DOMINANCE OF THE MULTICOLOURED ASIAN LADY BEETLE <i>HARMONIA</i> <i>AXYRIDIS</i> IN AN UNDISTURBED WILD MEADOW ECOSYSTEM		30
2.1	Résumé	31
2.2	Abstract	31
2.3	Introduction	32
2.4	Material and methods	34
2.5	Résultats	35
2.6	Discussion.....	41
2.7	Conclusion.....	44

CHAPITRE III

MAY A FURTIVE PREDATOR TAKE BENEFIT FROM AN ENCOUNTER EFFECT AGAINST INTRAGUILD PREDATORS?.....		46
3.1	Résumé	47

3.2	Abstract	47
3.3	Introduction	48
3.4	Material and methods	50
3.5	Résultats	53
3.6	Discussion.....	56
CONCLUSION GÉNÉRALE		62
La dominance de la coccinelle asiatique		62
Les mécanismes de défense passive chez la cécidomyie du puceron.....		64
Les interactions intraguildes entre les deux espèces au sein de la guilde aphidiphage		70
BIBLIOGRAPHIE		75

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1	Représentation schématique des interactions possibles lors de la rencontre entre un puceron et un prédateur, tiré de Dixon, A.F.G. 1973. <i>The institute of biology's studies in biology no 44 : Biologie of aphids</i> . London: Edward Arnold Limited, 58 p. 9
1.2	Séquence de la prédation : 1) L'effet de rencontre : avant même le contact entre le prédateur et la proie, la probabilité de rencontre sera plus faible pour un individu se trouvant dans une grande colonie même si cette colonie recrute davantage de prédateurs. 2) L'effet de dilution : une fois la colonie détectée par un prédateur, le risque individuel d'être attaqué sera plus faible pour un individu se trouvant dans une grande colonie comparativement à une petite colonie..... 12
1.3	Analyse des composantes déterminant le risque de prédation individuel et en groupe, avec ou sans la présence d'un effet de rencontre et de dilution, tiré de Inman, A.J. and J. Krebs. 1987. «Predation and group living». <i>Trends in Ecology and Evolution</i> . vol. 2, p. 31-32. 14
1.4	Carte du refuge faunique Marguerite-D'Youville, île Saint-Bernard (45°23'N, 73° 45' O) 20
1.5	Photos du puceron <i>Uroleucon spp.</i> a) colonie sur un plant de verge d'or b) un individu se faisant attaquer par <i>A. aphidimyza</i> 22
2.1	Percentage relative abundance of five species of coccinellids on the plants sampled in 2009 36
2.2	Abundance (mean \pm SE) of each of the five species of coccinellid recorded on a) <i>S. Canadensis</i> (n=32), b) <i>A. syriaca</i> (n=26), c) <i>P. australis</i> (n=15) and d) <i>C. arvense</i> (n=4) in 2009. Different letters indicate a significant difference in the mean abundance of <i>H. axyridis</i> compared to each of the other species ($p < 0.05$) 36
2.3	Percentage relative abundance of each of the five species of coccinellid recorded each week on <i>S. canadensis</i> in a) 2009 and b) 2010 38
2.4	Percentage relative abundance of five species of coccinellids recorded each week on <i>A. syriaca</i> in 2009 39

2.5	Abundance (mean \pm SE) of exotic and native lady beetles recorded on different host plants in 2009 and 2010. Note: * indicates $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$	40
3.1	Encounter rate (mean \pm SE) between intraguild predators and aphids colonies according the absence or the presence of one midge or four midges and more, in two different colony sizes (small and large).....	54
3.2	Aphidophagous predators species found on different colony sizes (small and large) a) Encounter rate (mean \pm SE) between intraguild predators and aphids colonies b) Relative abundance of different aphidophagous predator species. Note: * indicates $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$	55
3.3	Regression analysis: encounter rate between intraguild predators and colonies as a function of aphid density. The observed slope (solid line) is 0.43 (0.32-0.53) (95% confidence limits). The dotted line represents the expected slope of 1, assuming no encounter effect.....	56
4.	Exemple d'une guilde aphidophage et des différentes interactions entre les organismes : prédateur intragilde, proie intragilde, proie extragilde et les fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons. Les flèches indiquent la direction de l'interaction vers le prédateur. Tirée de Lucas, É. 2005. «Intraguild predation among aphidophagous predators». <i>European Journal of Entomology</i> . vol. 102. p. 351-362	72

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1	
Significance of the difference in the numbers of <i>H. axyridis</i> and other species of coccinellid recorded in 2009 and 2010 on different plants infested with aphids	40

GLOSSAIRE

Compétition par exploitation. Une interaction indirecte qui implique la diminution d'une ressource commune par un compétiteur.

Effet de dilution. La probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue avec l'augmentation du nombre d'individus dans la colonie.

Effet de la horde égoïste. La probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue lorsque cet individu se positionne au centre de la colonie plutôt qu'à la périphérie du groupe.

Effet de rencontre. La probabilité de détection d'une colonie par un prédateur n'augmente pas de façon proportionnelle à l'augmentation du nombre d'individus dans le groupe.

Guilde. Un ensemble d'organismes qui, indépendamment de leur lien taxonomique exploite une même ressource.

Prédateur actif. Prédateur mobile qui pourchasse sa proie.

Prédateur furtif. Prédateur qui vit au contact de ses proies sans déclencher de réactions de défense. Notamment par l'utilisation de lents mouvements d'approche ou de techniques de camouflage.

Prédation intraguilde. Une interaction directe entre deux prédateurs qui sont en compétition pour une même source de nourriture appelée proie extraguilde. Cette interaction peut mener à la mort et à la consommation d'un des prédateurs par son compétiteur.

RÉSUMÉ

Dans les guildes aphidiphages, les prédateurs naturels des pucerons sont nombreux et contribuent au contrôle des populations. Ces différentes espèces prédatrices peuvent interagir ensemble à un niveau horizontal du réseau trophique et perturber la structure et la dynamique de la guilda aphidiphage. L'objectif principal de ce mémoire est 1) de décrire l'impact de l'arrivée d'une espèce envahissante sur la structure des guildes aphidiphages et 2) de caractériser une stratégie de défense passive chez un prédateur furtif. Deux prédateurs aphidiphages furent particulièrement étudiés au sein d'une guilda aphidiphage présente en milieu ouvert, non-perturbé, soit la coccinelle asiatique (*Harmonia axyridis* Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) et la cécidomyie du puceron (*Aphidoletes aphidimyza*) (Diptera: Cecidomyiidae).

Dans le deuxième chapitre du présent mémoire, les conséquences de l'arrivée de la coccinelle asiatique sur les autres espèces de coccinelles, et particulièrement les espèces indigènes, ont été étudiées. L'objectif de cette étude était de déterminer, par le biais d'un suivi des populations, l'assemblage des espèces de coccinelles se retrouvant en milieu ouvert non-perturbé et de comparer l'abondance des populations indigènes et exotiques. Sur l'ensemble des supports échantillonnés, la coccinelle asiatique était largement dominante (69% de l'ensemble des coccinelles). De plus, l'ensemble des espèces exotiques a représenté 84% de l'assemblage total des coccinelles incluant les espèces suivantes; *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) et *Coccinella septempunctata* (L.). La coccinelle asiatique étant déjà largement présente au Québec en milieux urbains, agricoles et forestiers, ces résultats démontrent que les milieux ouverts non-perturbés ne semblent pas constituer des milieux refuges pour les espèces indigènes suite à l'arrivée d'espèces invasives, dont la coccinelle asiatique.

Dans le troisième chapitre, les mécanismes de défense passive utilisés par la cécidomyie du puceron contre différents prédateurs aphidiphages (Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae, Anthocoridae) ont été étudiés. Plus précisément, l'objectif de cette étude était de valider la présence d'un effet de rencontre bénéficiant à la cécidomyie du puceron, un prédateur furtif, contre les prédateurs intraguildes (actifs) dans les colonies de pucerons de grandes tailles comparativement aux colonies de petites tailles. Les résultats ont démontré que la présence de la cécidomyie dans les colonies de pucerons ainsi que la taille des colonies ont affecté le taux de rencontre entre les colonies et les prédateurs aphidiphages. Cependant, l'augmentation du taux de rencontre pour les colonies de grandes tailles comparativement aux plus petites, était inférieure à l'augmentation du nombre d'individus à l'intérieur des colonies. Les résultats obtenus dans le cadre de cette expérience constituent une avancée importante en regard de la compréhension des mécanismes de défense passive de groupe exploité par un prédateur furtif. Il s'agit de la confirmation que si les deux effets (de rencontre et de dilution) opèrent simultanément, le risque individuel de prédation sera moins élevé pour un prédateur furtif se trouvant à l'intérieur d'une grande colonie de pucerons comparativement à une colonie plus petite.

Mots clés : *Harmonia axyridis*, *Aphidoletes aphidimyza*, prédateur furtif, prédation intragilde, effet de rencontre, effet de dilution, milieu ouvert non-perturbé, *Solidago canadensis*

INTRODUCTION

Problématique

Une guildes se définit comme un ensemble d'organismes exploitant une même ressource, nommée proie extragilde (Polis *et al.*, 1989). Dans les guildes aphidiphages, les prédateurs naturels des pucerons sont nombreux et contribuent au contrôle des populations (Minks et Harrewijn, 1988; Sunderland *et al.*, 1997). Les différentes espèces prédatrices peuvent interagir ensemble à un niveau horizontal du réseau trophique et ainsi perturber l'ensemble de la structure et la dynamique de la guildes aphidiphage. Ces différentes interactions peuvent être de nature directe ou indirecte soit, par une prédation intragilde (IGP) (interaction directe entre deux prédateurs qui sont en compétition pour une même source de nourriture) ou par une compétition par exploitation (interaction indirecte qui implique la diminution d'une ressource commune par un compétiteur). Peu d'études ont permis d'étudier les guildes aphidiphages en un milieu ouvert, non-perturbé. Par exemple, la plupart des études menées sur les comportements de prédation intragilde (IGP), décrits comme complexes et éphémères (Lucas, 2005), ont été réalisées en laboratoire ou dans des cultures maraichères où l'observation et la quantification des comportements est plus facile à effectuer (Weber et Lundgren, 2009). Une étude en un milieu naturel permettra ici d'observer les proies extragildes (pucerons) et intragildes (prédateurs aphidiphages victimes d'IGP) mises en contact avec une grande variété d'ennemis naturels, sous des conditions non-artificielles.

Plus spécifiquement, les objectifs de l'étude sont : 1) de décrire l'impact de l'arrivée d'une espèce envahissante sur la structure des guildes aphidiphages et 2) de caractériser une stratégie de défense passive chez un prédateur furtif. Deux espèces aphidiphages communes au Québec furent particulièrement étudiées dans un écosystème ouvert, non-perturbé. Il s'agit dans un premier temps, de la coccinelle asiatique (*Harmonia axyridis* Pallas), une espèce envahissante qui fait partie des principales espèces dominantes de différents écosystèmes de la province (Chapitre II). Dans un deuxième temps, la cécidomyie du puceron (*Aphidoletes aphidimyza* Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae), un prédateur furtif qui usurpe les mécanismes de défense de ses proies contre les prédateurs intragildes (Chapitre III).

De façon plus précise, le deuxième chapitre du présent mémoire traitera des conséquences de l'arrivée de la coccinelle asiatique sur les autres espèces de coccinelles et particulièrement les espèces indigènes. En effet, 15 ans seulement après son arrivée dans la province de Québec, cette espèce se retrouve parmi les espèces dominantes dans plusieurs écosystèmes de la province; milieux agricoles (Lucas *et al.*, 2007a), forestiers (Berthiaume *et al.*, 2000) et urbains (Labrie *et al.*, 2008). Des changements dans l'assemblage des coccinelles ont déjà été observés dans plusieurs milieux agricoles d'Amérique du Nord et du Québec, au cours des dernières décennies (Harmon *et al.*, 2007 ; Lucas *et al.*, 2007a). Par contre, peu de données sont disponibles sur les espèces présentes dans des écosystèmes naturels. Un suivi des populations a donc été réalisé dans un milieu ouvert, non-perturbé, afin de valider la présence d'espèces envahissantes, dont particulièrement la coccinelle asiatique, et de mesurer l'abondance des populations exotiques et indigènes.

Le troisième chapitre traitera des mécanismes de défense utilisés par la cécidomyie du puceron (*A. aphidimyza*) contre différents prédateurs aphidiphages (Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae, Anthocoridae). La cécidomyie du puceron est un prédateur furtif peu mobile qui vit à l'intérieur des colonies de pucerons, sans que ses proies la détectent (Lucas *et al.*, 1998). Le fait de vivre à proximité des pucerons permet à ce prédateur de bénéficier de certaines stratégies de défense liées au mode de vie grégaire de ses proies (Lucas et Brodeur, 2001). On parle notamment de l'effet de rencontre (la probabilité de détection d'une colonie par un prédateur n'augmente pas de façon proportionnelle à l'augmentation du nombre d'individus dans le groupe), et de l'effet de dilution (la probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue avec l'augmentation du nombre d'individus dans la colonie) (Inman et Krebs, 1987). À ce jour, il a été démontré en laboratoire qu'*A. aphidimyza* bénéficiait des avantages d'un effet de dilution dans de grandes colonies de pucerons (Lucas *et al.*, 1998; Lucas et Brodeur, 2001). Par contre, l'effet de rencontre chez les prédateurs furtifs reste à étudier car, pour retirer tous les bénéfices de l'agrégation face à un prédateur, l'effet de rencontre et l'effet de dilution doivent être présents de façon simultanée (Turner et Pitcher, 1986). En effet, une forte réponse numérique des prédateurs (augmentation du nombre de prédateurs en fonction du nombre de proies) en présence d'une colonie de grande taille, pourrait potentiellement annuler l'effet de dilution. C'est pourquoi il est impératif de

confirmer que ces deux mécanismes opèrent ensemble, en présence d'un prédateur furtif. Toutefois, l'effet de rencontre doit obligatoirement être testé en milieu naturel, afin que les pucerons et le prédateur furtif soient en contact avec une grande variété d'ennemis naturels. En somme, outre son importance théorique, cette étude revêt une importance particulière aux niveaux fondamental et appliqué. Il s'agit plus précisément d'élargir le champ de connaissances sur certaines espèces peu connues, notamment un prédateur furtif ainsi que de développer des connaissances qui serviront à mieux sélectionner des auxiliaires de lutte biologique efficaces et proposer des programmes de lutte biologique combinés pouvant être utilisés contre certaines espèces de ravageurs d'importance économique.

Objectifs

Objectif 1

L'objectif principal de la première étude est de décrire l'impact de l'arrivée des espèces exotiques, principalement celle de la coccinelle asiatique, sur les populations de coccinelles indigènes. Pour ce faire, un suivi de différentes populations de coccinelles a été effectué afin de déterminer l'assemblage des espèces se retrouvant en milieu ouvert non-perturbé.

L'hypothèse émise est que l'assemblage des espèces de coccinelles retrouvées en milieu ouvert, non-perturbé sera composé d'une plus grande proportion d'espèces indigènes que d'espèces exotiques. Nous prédisons que malgré la présence marquée de la coccinelle asiatique dans différents milieux (urbains, forestiers, agricoles), les espèces indigènes domineront en nombre dans l'écosystème non-perturbé, car celui-ci constituera pour elles un milieu refuge.

Objectif 2

L'objectif principal de la deuxième étude est de vérifier empiriquement et en milieu naturel la présence d'un mécanisme de défense passive bénéficiant à un prédateur furtif contre des prédateurs intraguildes. Il s'agit plus particulièrement de valider en milieu naturel la présence d'un effet de rencontre.

L'hypothèse émise est que la cécidomyie du puceron bénéficie d'un effet de rencontre qui la protège contre la prédation intragilde dans les colonies de grandes tailles comparativement aux colonies de plus petites tailles. Nous prédisons que 1) le taux de rencontre entre les prédateurs intragildes et les colonies de pucerons, sera le même selon les différents traitements suivants : absence de cécidomyie, en présence d'une cécidomyie ou plusieurs cécidomyies et que 2) le taux de rencontre sera plus élevé pour les colonies de grandes tailles (200 pucerons et plus), comparativement aux plus petites colonies (50 pucerons et moins), mais l'augmentation du taux de rencontre sera inférieure à l'augmentation du nombre d'individus à l'intérieur des colonies. Le risque individuel de rencontre sera alors moins élevé pour un prédateur furtif se trouvant à l'intérieur d'une grande colonie de pucerons comparativement à une colonie plus petite.

CHAPITRE I

REVUE DE LITTÉRATURE

Dans cette partie, une revue de littérature sera présentée afin d'introduire et d'expliquer les concepts nécessaires à la compréhension du système étudié. Dans la première section, les différents concepts reliés au sujet de recherche seront d'abord couverts. Par la suite, une deuxième section présentera les différents acteurs du système biologique.

1.1 Les concepts

1.1.1 Interactions intraguildes

Une guildes se définit comme un ensemble d'organismes exploitant un même type de ressources (Root, 1967; Polis *et al.*, 1989). Une interaction intragilde implique donc des espèces appartenant à une même guildes (compétiteurs) et qui interagissent entre eux. La victime de la prédation est appelé proie intragilde et l'agresseur, prédateur intragilde. Traditionnellement, l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques était basée sur les relations verticales (bottom-up, top-down) pourtant, des interactions horizontales comme la prédation intragilde (IGP) peuvent être déterminantes pour la structure et la dynamique du système. En effet, l'élimination complète ou le déplacement de certaines espèces (proies intraguildes) en réponse à l'IGP sont des conséquences qui peuvent être observées, notamment lorsqu'une espèce envahissante (prédateur intragilde) s'implante dans un nouveau milieu (Simberloff et Stiling, 1996; Williamson, 1996; Evans, 2004; Alyokhin et Sewell, 2004).

Ces interactions entre les espèces pourront être de nature directe ou indirecte. La prédation intragilde (IGP) (attaque et consommation d'un compétiteur) est un exemple d'interaction directe pouvant survenir entre deux prédateurs aphidiphages (voir section 1.1.5). Cette

interaction sera caractérisée par l'intensité (ex : le nombre et la durée des attaques) et la direction (détermination de qui est la proie et qui est le prédateur) de l'événement (Lucas, 2005). La coccinelle asiatique (*H. axyridis*) est un exemple d'espèce envahissante qui obtient un grand succès de prédation auprès d'autres espèces de coccinelles (Yasuda *et al.*, 2004; Snyder *et al.*, 2004; Félix et Soares, 2004; Kajita *et al.*, 2006, Labrie 2006; Cottrell, 2004; Michaud, 2002) et également auprès d'autres prédateurs aphidiphages (Phoofolo et Obrycki, 1998; Gardiner et Landis, 2007). Divers mécanismes de défense peuvent être utilisés par les proies intraguildes afin d'éviter les événements de prédation ou d'assurer une défense active en présence d'un prédateur. Les différentes caractéristiques (la taille relative des compétiteurs, la mobilité des espèces, les stades de développement impliqués) des proies et des prédateurs vont influencer le type de mécanisme de défense utilisé (Rosenheim *et al.*, 1995). Par exemple la cécidomyie du puceron (*A. aphidimyza*), un prédateur de petite taille et à faible mobilité, ne peut se défendre activement contre les prédateurs intraguildes, mais pourra bénéficier de mécanismes de défense passive (voir section 1.1.4). Finalement, un autre type d'interaction peut être observé entre prédateurs aphidiphages. Il s'agit de la compétition par exploitation, une interaction indirecte qui implique la diminution d'une ressource commune par un compétiteur. Par exemple, la coccinelle asiatique et la coccinelle à sept points (*Coccinella septempunctata* L.) sont reconnues pour participer activement à la diminution de la densité des pucerons dans différentes cultures (Alyokhin *et al.*, 2004; Evans, 2004) et ainsi affecter l'abondance des autres espèces de coccinelles, spécialement les espèces indigènes (Evans et Youssef, 1992; Evans, 2004).

1.1.2 Espèces envahissantes

La destruction des habitats et l'établissement d'espèces envahissantes sont des sujets de préoccupation pour la conservation de la diversité mondiale (Pimentel *et al.*, 2000; Vitousek *et al.*, 1997). On définit une espèce envahissante comme étant une espèce exotique (une espèce qui se retrouve dans un milieu où elle ne s'est jamais retrouvée auparavant) pouvant se disperser facilement et causer des dommages importants pour les communautés et les écosystèmes (Davis et Thompson, 2000; Richardson *et al.*, 2000). L'invasion biologique d'une espèce s'inscrit habituellement en trois étapes. 1) le transport de l'espèce envahissante dans un milieu donné; 2) l'établissement et l'expansion de la population envahissante; 3) la

dispersion de l'espèce dans les milieux adjacents (Soares *et al.*, 2008). Plus spécifiquement, une introduction accidentelle peut être causée par le transport de marchandises entre différents pays et continents, tandis qu'une introduction intentionnelle est souvent causée par l'utilisation de nouveaux prédateurs exotiques contre des espèces nuisibles (Soares *et al.*, 2008).

Dans les écosystèmes agricoles, l'introduction d'espèces exotiques est susceptible d'affecter profondément la structure des réseaux trophiques (Gardiner et Landis, 2007). Par exemple, il est possible que les espèces utilisées comme prédateurs deviennent à leur tour des espèces envahissantes (Soares *et al.*, 2008). De plus, selon plusieurs auteurs, l'établissement de certaines espèces de coccinelles exotiques dans les écosystèmes agricoles d'Amérique du Nord, a été suivi par la diminution de plusieurs populations de coccinelles indigènes dont ; *Brachiacantha ursina* F., *Chilocorus stigma* Say et *Cycloneda munda* Say (Brown et Miller, 1998; Turnock *et al.*, 2003; Brown, 2003; Evans, 2004; Alyokhin et Sewell, 2004). Cependant, les conséquences du succès d'établissement des espèces exotiques sont encore mal connues (Soares *et al.*, 2007; Koch et Galvan, 2008). Un suivi de différentes populations de coccinelles réalisé sur plusieurs années (Harmon *et al.*, 2007), n'a pas permis de conclure que les espèces exotiques ont eu un effet négatif sur l'abondance des espèces indigènes, principalement en raison de la forte variabilité des densités de populations au cours des différentes années. Néanmoins, certains changements dans l'assemblage des coccinelles s'observent en milieu agricole et plusieurs auteurs ont discuté de l'hypothèse de la compression d'habitat (MacArthur et Pianka, 1966; Evans, 2000; 2004; Finlayson *et al.*, 2008). En effet, selon cette hypothèse, une diminution importante des proies extraguilides par un compétiteur, entraînerait la dispersion de certaines espèces vers d'autres milieux (milieux refuges) où les ressources sont plus abondantes. Par exemple, dans une étude réalisée par Evans (2000), la coccinelle à sept points, une espèce envahissante, était largement distribuée dans les milieux agricoles de l'Utah (États-Unis), mais peu présente dans les habitats naturels (3% de l'assemblage total) où la coccinelle à bandes transverses (*Coccinella transversoguttata* Faldermann) et d'autres espèces indigènes étaient dominantes. La réponse de ces mêmes espèces de coccinelles à différentes densités de pucerons fut ensuite testée en champ afin d'expliquer la différence de préférence d'habitats entre les espèces indigènes et exotiques

(Evan, 2004). Les espèces indigènes ont répondu rapidement à de fortes densités de pucerons en champ. Par contre, elles se sont retirées rapidement suite à une importante diminution des densités de pucerons par la coccinelle à sept points, confirmant ainsi que les espèces envahissantes peuvent influencer la distribution et l'abondance des espèces indigènes. L'hypothèse de la compression d'habitat, où les milieux naturels représentent des milieux refuges pour les espèces indigènes en réponse à l'arrivée d'espèces envahissantes, sera discutée plus en détails au cours du chapitre II.

1.1.3 Mécanismes de défense des pucerons

Défenses individuelles

Les pucerons possèdent une panoplie de mécanismes de défense contre les prédateurs. Il s'agit de mécanismes morphologiques, sociaux, chimiques et comportementaux (Losey et Denno, 1998; Nelson et Rosenheim, 2006). Dixon (1958) est parmi les premiers chercheurs à avoir étudié de façon expérimentale ces différents comportements de défense notamment dans l'interaction entre la coccinelle à 10 points (*Adalia decempunctata* L.) et le puceron de l'ortie (*Microlophium evansi* (Theobald)). Il confirma la présence de nombreux mécanismes de défense chez plusieurs espèces de pucerons. Il s'agit de mécanismes de défense active permettant de réagir directement en la présence d'un prédateur ainsi que des mécanismes de défenses passives, permettant d'éviter passivement l'attaque ou la rencontre d'un prédateur (Pulliam et Caraco, 1984).

Au niveau individuel, les pucerons peuvent se défendre soit en utilisant des stratégies d'évitement, par la fuite ou en se laissant tomber des plants (Dixon, 1973; Losey et Denno, 1998; Nelson et Rosenheim, 2006). De plus, certaines espèces peuvent se défendre de façon plus directe, en donnant des coups de pattes aux prédateurs ou en sécrétant par les cornicules un liquide huileux dans les pièces buccales de celui-ci (Dixon, 1958; 1973). Par contre, cette dernière défense semble être efficace seulement contre de petits prédateurs. Par exemple, le puceron du soya (*Aphis glycines* Matsumura) utilise ce mode de défense contre les nymphes et les adultes du prédateur *Orius insidiosus* (Say) (Butler et O'Neil, 2006). Par contre, les premiers stades larvaires furent affectés plus sévèrement par le liquide défensif. En fait, la

première utilité de ce liquide serait la libération de différents types de phéromones, dont des phéromones d'alarme qui sont utilisés pour avertir les congénères de la présence d'un danger (Dixon, 1973; Nault *et al.*, 1973; Butler et O'Neil, 2006). Notons finalement que certaines espèces de pucerons sont mieux protégées biologiquement contre certains prédateurs par la couleur vive de leur corps ou par un liquide répulsif dont est enduit celui-ci (Dixon, 1958). La taille et le stade de développement du prédateur et du puceron vont toutefois influencer le choix du mécanisme de défense utilisé par le puceron. En effet, bien que la fuite d'un puceron face à l'approche d'un prédateur de grande taille lui permette d'éviter de façon plus probable un contact, une chute peut par contre provoquer sa mort, s'il ne peut retrouver rapidement une source de nourriture (Dixon, 1973). En contrepartie, en présence d'un prédateur de petite taille, il peut être avantageux pour un puceron de continuer à se nourrir. Si le prédateur approche de trop près, le puceron pourra alors tenter de se défendre par contact direct (Figure 1.1).

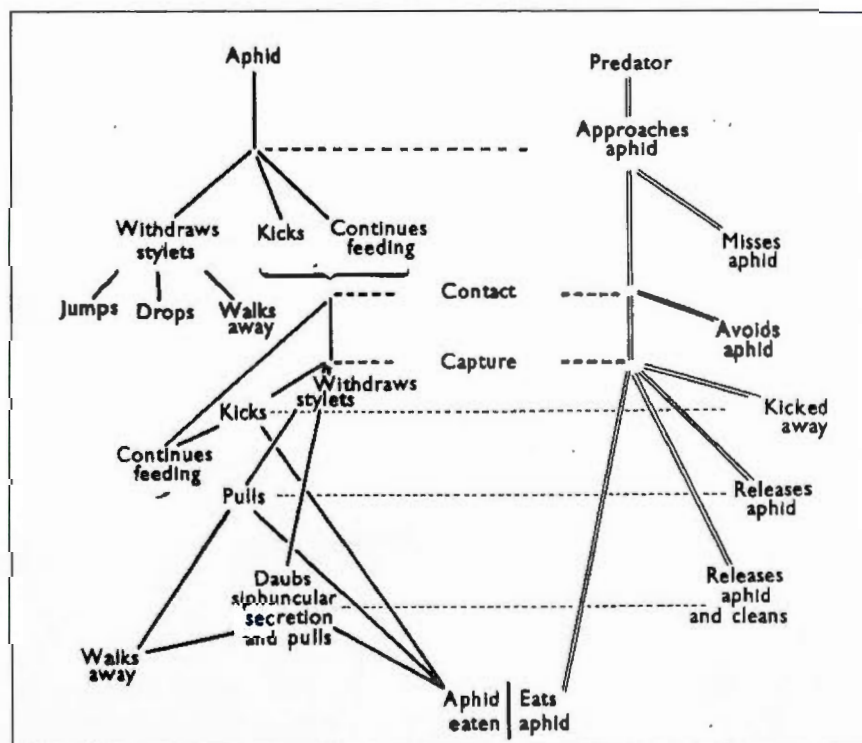


Figure 1.1 Représentation schématique des interactions possibles lors de la rencontre entre un puceron et un prédateur, tiré de Dixon, A.F.G. 1973. *The institute of biology's studies in biology*, no 44: *Biologie of aphids*. London: Edward Arnold Limited, 58 p.

Défenses de groupe

L'agrégation d'individus est définie par la tendance d'un animal à se regrouper avec d'autres congénères, de façon à créer une répartition contagieuse (Vulinec, 1990). Dans le cas qui nous concerne, cette agrégation n'implique pas la présence d'une organisation sociale entre les individus, comme observée chez les insectes sociaux. La formation et la taille d'un groupe dépendront de plusieurs facteurs dont la variation temporelle, la composition des membres ainsi que la répartition spatiale et temporelle des ressources alimentaires (Pulliam et Caraco, 1984). L'agrégation implique un mode de vie particulier où chaque individu peut bénéficier des coûts et des bénéfices associés au groupe en entier (Romey, 1995). Bien que le fait de se regrouper augmente l'exposition aux parasites et la compétition pour les mêmes ressources alimentaires (Romey, 1995), d'importants bénéfices peuvent être considérés. Il s'agit de la réduction du temps de recherche pour une ressource alimentaire, l'augmentation du succès de reproduction et la diminution du taux de prédation (Pulliam et Caraco, 1984). Afin de participer à la réduction du taux de prédation, les individus grégaires possèdent plusieurs mécanismes de défense. Chez les pucerons, un des mécanismes de défense active de groupe est l'utilisation de phéromones d'alarme permettant de détecter plus rapidement les prédateurs pour l'ensemble du groupe. Les phéromones d'alarme sont émises par les pucerons attaqués afin de stimuler la fuite des congénères se trouvant dans un périmètre de 1 à 3 cm de distance (Nault *et al.*, 1973; Gibson et Rice, 1989). Ces phéromones sont en fait libérées lors de la sécrétion d'un liquide défensif par les cornicules de l'individu attaqué (Pickett et Griffiths, 1980). C'est via des récepteurs localisés sur les antennes que les congénères vont détecter les phéromones, et ce jusqu'à 60 minutes après leur libération (Nault *et al.*, 1973). Dans une étude réalisée par Nault *et al.* (1973), 50 à 90% des pucerons provenant de différentes espèces ont produit des sécrétions défensives en regard de différents stimulus utilisés. Une fois ces sécrétions analysées, 62 à 76% d'entre elles contenaient des phéromones d'alarme, nous laissant envisager que ce mécanisme de défense est largement répandu chez les pucerons. Des mécanismes de défense passive bénéficiant aux individus se trouvant à l'intérieur d'un groupe peuvent également être observés. Ces mécanismes participent à la diminution du risque individuel d'être attaqué par un prédateur par la seule présence de plusieurs congénères à l'intérieur du groupe. On compte l'effet de rencontre, l'effet de dilution ainsi que l'effet de la horde égoïste (Pulliam et Caraco, 1984).

1.1.4 Effet de rencontre, de dilution et de la horde égoïste

L'effet de rencontre et de dilution sont des mécanismes de défense passive qui agissent à différents stades de la prédation et qui peuvent contribuer à l'augmentation du taux de survie individuel. Plusieurs chercheurs se sont intéressés à ces différents mécanismes de défense passive notamment: chez des insectes aquatiques (Treherne et Foster, 1980; Treherne et Foster, 1982; Romey, 1995), chez des insectes terrestres (Calvert *et al.*, 1979; Wicslo, 1984; Turchin et Kareiva, 1989; Shiojiri et Takabayashi, 2003; Muratori *et al.*, 2008; Chacon et Heimpel, 2010), chez des oiseaux (Kenyon, 2007; Danchin et Wagner, 1997; Varela *et al.*, 2007), chez des poissons (Frommen *et al.*, 2009), chez des araignées (Hieber et Uetz, 1990; Uetz *et al.*, 2001), chez des mollusques (Mauck et Harkless, 2001) et chez des mammifères (Mouring et Hart, 1992; Childress et Lung, 2003). Il existe une séquence bien précise dans l'observation de ces mécanismes (Figure 1.2). Avant même le contact entre le prédateur et ses proies, on observe l'effet de rencontre où la probabilité de détection d'une colonie par un prédateur n'augmente pas de façon proportionnelle à l'augmentation du nombre d'individus dans le groupe (Inman et Krebs, 1987; Wrona et Dixon, 1991). Ensuite, une fois la colonie détectée, on observe l'effet de dilution, où la probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue avec l'augmentation du nombre d'individus dans la colonie (Pulliam et Caraco, 1984; Inman et Krebs, 1987; Vulinec, 1990; Evans et Schmidt, 1990). S'ajoute également à ce deuxième effet, celui de la horde égoïste où un individu se positionne au centre de la colonie afin d'être soumis à une moins forte prédation qu'à la périphérie du groupe (Hamilton, 1971; Pulliam et Caraco, 1984). Ce dernier effet, pourra être considéré comme un mécanisme de défense passive lorsqu'il implique des espèces peu mobiles, comme des prédateurs furtifs.

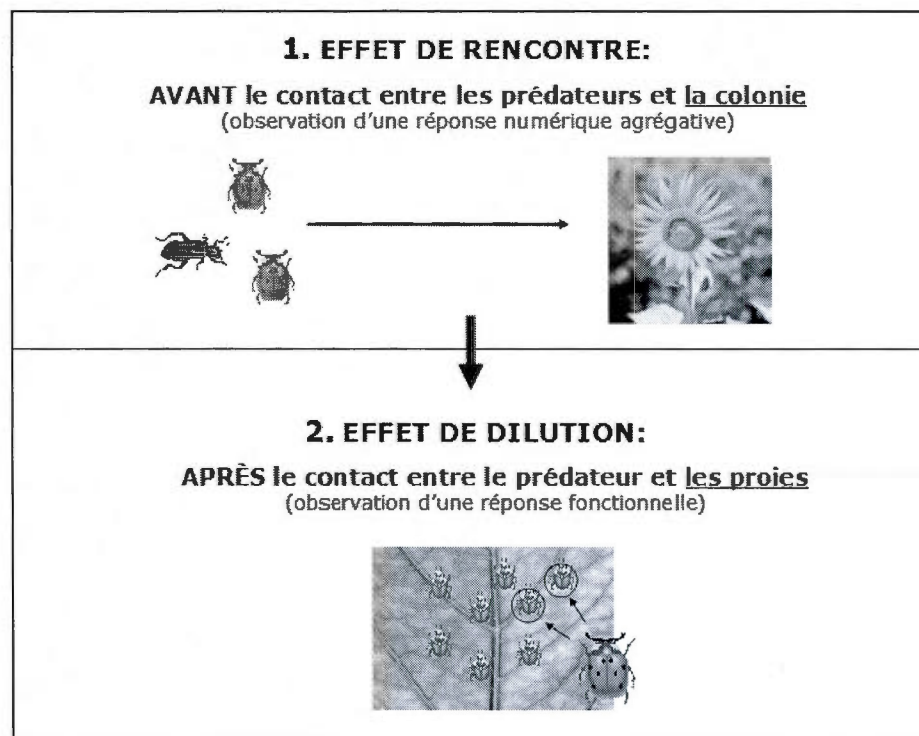


Figure 1.2. Séquence de la prédation : 1) L'effet de rencontre : avant même le contact entre le prédateur et la proie, la probabilité de rencontre sera plus faible pour un individu se trouvant dans une grande colonie même si cette colonie recrute davantage de prédateurs. 2) L'effet de dilution : une fois la colonie détectée par un prédateur, le risque individuel d'être attaqué sera plus faible pour un individu se trouvant dans une grande colonie comparativement à une petite colonie.

L'effet de rencontre, qui constitue le sujet principal du deuxième chapitre de ce mémoire, doit répondre à certaines conditions afin de constituer une valeur adaptative pour les individus vivants en groupe. Par exemple, si chaque prédateur consomme et tue davantage de proies lorsqu'ils se retrouvent dans une grande colonie comparativement à une petite colonie, l'effet de rencontre serait ainsi être annulé par l'absence d'un effet de dilution (Mouring et Hart, 1992). En effet, selon Turner et Pitcher (1986), afin de pouvoir retirer tous les bénéfices de l'agrégation face à un prédateur, l'effet de rencontre et l'effet de dilution doivent être présents de façon simultanée. Une étude récente réalisée par Ioannou *et al.* (2009) a par exemple démontré que les groupes plus dense de *Daphnia magna* Straus (Daphniidae) étaient plus visibles pour le prédateur *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae). Par contre, le

succès d'attaque des prédateurs était plus grand dans les groupes de *Daphnia* de faible densité.

La figure 1.3 illustre bien le risque individuel de prédation pour un individu seul ou en groupe, selon différents scénarios. L'exemple a) illustre que pour un individu seul le risque de prédation représente une probabilité de rencontre (x) multipliée par une probabilité d'être attaqué (y). Lorsqu'il est question d'un groupe de 200 individus qui bénéficie d'uniquement de l'effet de dilution (exemple d), la probabilité de rencontre de cet individu avec un prédateur est alors de $200(x)$ (augmentation proportionnelle du nombre de rencontres en fonction du nombre d'individus dans le groupe). Par contre, une fois la colonie détectée par un prédateur, la probabilité d'être attaqué est de seulement un 1 sur $200(y)$, car le prédateur s'attaquera à un seul individu à l'intérieur du groupe. Donc au final, le risque de prédation individuel sera de $1(xy)$ dans ce scénario. En absence d'un effet de rencontre, le risque individuel pour un groupe de 200 correspond exactement au même risque qu'un individu seul (Inman et Krebs, 1987). Notons toutefois qu'il est possible que la présence de seulement un des effets (de rencontre ou de dilution) puisse constituer un avantage pour un individu vivant en groupe, s'il existe d'autres avantages que la protection contre des prédateurs (Inman et Krebs, 1987; Mouring et Hart, 1992). Par exemple, la recherche de nourriture et la recherche d'un partenaire sexuel.

Table 1. Analysis of the components determining individual predation risk in solitary and grouped individuals, with and without the encounter and dilution effects. The encounter effect assumes that the probability of encountering a group is independent of group size. The dilution effect assumes that only one individual is taken from a group once encountered.			
	Probability of encounter	Probability of any one individual being eaten once group encountered	Overall individual predation risk
a) Solitary individual	x	y	$1 \ xy$
b) Group of 200, no encounter effect and no dilution effect	$200 \ x$	y	$200 \ xy$
c) Group of 200, encounter effect only	x	y	$1 \ xy$
d) Group of 200, dilution effect only	$200 \ x$	$\frac{1}{200} y$	$1 \ xy$
e) Group of 200, encounter effect and dilution effect	x	$\frac{1}{200} y$	$\frac{1}{200} xy$

Figure 1.3. Analyse des composantes déterminant le risque de prédation individuel et en groupe, avec ou sans la présence d'un effet de rencontre et de dilution, tiré de Inman, A.J. and J. Krebs. 1987. «Predation and group living». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 2, p. 31-32.

La présence simultanée de ces deux effets (de rencontre et de dilution) a été testée auprès de différents organismes aquatiques (Foster et Treherne, 1981; Morgan et Godin, 1985; Wrona et Dixon, 1991; Watt *et al.*, 1997; Jensen et Larsson, 2002) où les groupes de plus grandes tailles attireraient davantage de prédateurs. Toutefois, le taux de prédation individuel (relatif à chaque individu dans une colonie) tendait à diminuer à mesure que la taille du groupe augmentait. Selon les espèces étudiées, comme dans le cas de poissons, d'autres mécanismes de défense de groupe peuvent également influencer la présence ou non d'un effet combiné de rencontre et de dilution. Par exemple, l'effet de confusion (où un prédateur pourchasse et attrape plus difficilement une proie dans une foule mobile ou non) ainsi que l'habileté d'un groupe à détecter et à éviter plus facilement un prédateur qu'un individu seul, peut contribuer au fait qu'un taux de prédation individuel soit plus faible dans un groupe de grande taille que de petite taille (Inman et Krebs, 1987).

Une étude menée par Turchin et Kareiva (1989) s'est également intéressée à ces deux mécanismes de défense passive dans un système biologique semblable au nôtre. En effet, l'interaction entre la coccinelle convergente (*Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville) et des colonies de pucerons (*Aphis varians* Patch) a été étudiée. Les colonies de pucerons de plus grandes tailles étaient attaquées plus fréquemment par les coccinelles, qui également, consommaient davantage d'individus que dans les colonies de plus petites tailles. Par contre, cette augmentation d'attaques et de consommation n'a pas augmenté de façon proportionnelle à l'augmentation du nombre d'individus dans les colonies, illustrant donc un risque de prédation individuel moins élevé. Bien qu'il soit uniquement ici question de coccinelles comme prédateurs, ces résultats ont permis d'observer la présence de mécanismes de défense de groupe passive chez les pucerons. Par contre, l'effet de rencontre doit absolument être testé en milieu naturel, afin que l'ensemble de la guilda aphidiphage soit considérée. En effet, il est possible que la réponse de plusieurs individus d'une même espèce, exposés à des colonies de pucerons, confirme l'effet de rencontre (l'augmentation du taux de rencontre est inférieure à l'augmentation du nombre d'individus dans les colonies). En contrepartie, il est possible que la présence combinée de tous les prédateurs aphidiphages annule ce même effet. Il est donc primordial de tester ce mécanisme de défense en milieu naturel afin d'observer toutes les interactions intraguildes possibles entre les colonies de pucerons et les autres prédateurs aphidiphages.

Jusqu'à ce jour, la plupart des recherches se sont intéressées aux mécanismes de défense relatifs à un groupe d'individus appartenant à la même espèce (Muratori *et al.* 2008). Des recherches plus récentes ont permis d'étudier autrement ces mécanismes de défense, en évaluant l'impact de la présence de matériel non-vivant à l'intérieur des colonies de pucerons face au recrutement de prédateurs aphidiphages et de parasitoïdes. Par exemple, Muraroni *et al.* (2008) ont étudié en laboratoire l'effet de rencontre et de dilution en la présence d'exuvies des pucerons. Ils ont découvert que la présence des exuvies à l'intérieur des colonies offrait une protection supplémentaire pour les pucerons vivants, contre le parasitoïde *Aphidius rhopalosiphii* De Stefani Perez (Hymenoptera: Aphidiinae). En effet, comme les parasitoïdes étaient leurrés par les exuvies, le taux d'attaque individuel était plus faible pour les pucerons présents dans une colonie qui en contenait. Une autre étude réalisée par Chacon et Heimpel

(2010) a permis de tester en champ le recrutement de plusieurs espèces de prédateurs sur trois différentes tailles de colonies de pucerons (2, 20 et 200) contenant chacune 20 pupes du parasitoïde *Binodoxys communis* (Gahan) (Hymenoptera: Braconidae). Le nombre de pupes émergées ou attaquées par les prédateurs fut comptabilisé et utilisé afin de quantifier le taux de prédation dans les colonies de pucerons de tailles différentes. Les pupes présentent sur les plants contenant de plus fortes densités de pucerons, subissaient davantage de prédation. Dans ce cas particulier, il semble exister un désavantage pour le parasitoïde *B. communis* de pondre ses œufs dans des colonies de pucerons de plus grandes tailles, car ils sont davantage sujet à la prédation.

En somme, plusieurs chercheurs ont démontré l'existence de mécanismes de défense passive bénéficiant aux individus se retrouvant à l'intérieur de groupes de grandes tailles. De plus, la présence de différents organismes ou de matériel non-vivant à l'intérieur des colonies peut potentiellement contribuer à la diminution du risque individuel de prédation en augmentant l'effet de dilution et de rencontre. Dans le même ordre d'idée, il est possible qu'un prédateur furtif vivant au cœur des colonies de pucerons puisse bénéficier des mêmes mécanismes de défenses que les pucerons contre des prédateurs intraguildes. C'est le thème qui sera abordé dans le deuxième chapitre de ce mémoire.

1.1.5 Prédation intragilde (IGP)

La prédation intragilde (IGP) implique une interaction directe entre deux prédateurs qui sont en compétition pour une même source de nourriture, appelée proie extragilde. Il s'agit d'un phénomène largement répandu à l'intérieur des guildes aphidiphages (Rosenheim *et al.*, 1995; Lucas, 2005; Pell *et al.*, 2008) pouvant mener à la mort et à la consommation d'un des prédateurs par son compétiteur (Polis *et al.*, 1989). Différents traits fonctionnels sont à considérer chez les prédateurs impliqués dans l'IGP : leur taille relative (Polis *et al.*, 1989; Rosenheim *et al.*, 1995; Evans, 2000; Lucas, 2005), la spécificité de leur alimentation (Polis *et al.*, 1989; Lucas, 2005), les stratégies d'attaques et de défenses utilisées (Yasuda *et al.*, 2001) et leur mobilité (Lucas *et al.*, 1998). Ces différentes caractéristiques relatives aux prédateurs vont influencer la direction de l'IGP entre les deux compétiteurs, c'est-à-dire, déterminer qui est la proie intragilde et qui est le prédateur. Outre l'élimination d'un

compétiteur, l'IGP peut également permettre à l'agresseur d'obtenir une ressource alimentaire ou de se protéger avant une période de vulnérabilité (Lucas, 2005). Une des conséquences de l'IGP est une possible augmentation de la densité de proies extraguilides. En effet, la présence d'une proie intraguilde pourrait diminuer la capacité à supprimer des proies extraguilides (scénario perturbateur) (Lucas, 2005). Plusieurs études, mais non la majorité, ont démontré empiriquement cette théorie (Rosenheim, 1993; Finke et Denno, 2003; Vance-Chalcraft, 2007). Par contre, sous certaines conditions, le contraire, un scénario régulateur, pourrait également s'observer (Lucas, 2005; Finke et Denno, 2005). Effectivement, lorsqu'on augmente la complexité du modèle de l'IGP en incluant le cannibalisme, la présence de proies alternatives ainsi que l'hétérogénéité spatiale et temporelle, les réponses attendues peuvent différer du modèle conventionnel (Rosenheim, 2007) et deviennent difficiles à prévoir (Pell *et al.*, 2008).

1.1.6 Prédation furtive

La prédation furtive s'observe lorsque le prédateur vit au contact de ses proies sans déclencher de réactions de défense (Lucas et Brodeur, 2001). Peu d'études ont permis d'étudier les comportements des prédateurs furtifs. Certaines espèces ont tout de même été identifiées comme détenant ces caractéristiques, comme une punaise prédatrice (Arnold, 1971), une espèce de goéland (Buckley et Buckley, 1972) et certaines espèces de poissons (Dix, 1969; Mansueti, 1963). Dans l'ordre des diptères, *A. aphidimyza* et *Leucopis annulipes* (Diptera : Chamaemyiidae) sont également des espèces utilisant la prédation furtive. En effet, Lucas *et al.* (1998) confirmèrent qu'*A. aphidimyza* utilise dans son approche de lents mouvements qui déclenchent très peu de réactions chez les pucerons. Fréchette *et al.* (2008) ont également comparé les comportements de prédation de trois prédateurs aphidiphages, *L. annulipes*; *A. aphidimyza* et *H. axyridis* et démontrèrent que *L. annulipes* et *A. aphidimyza* ont déclenché très peu de réactions chez les pucerons comparé à *H. axyridis*, un prédateur actif et mobile (qui traque sa proie). Ces espèces furtives vivant au cœur des colonies de pucerons ont en effet un accès facile à leur ressource, essentielle à leur survie (Fréchette *et al.*, 2008). De plus, il a été observé qu'en présence d'une grande quantité de pucerons, *A. aphidimyza* tue et consomme plus de proies que ne nécessite son développement (Nijveld, 1988), ce qui peut être une caractéristique intéressante dans un contexte de lutte biologique.

En contrepartie, bien que les pièces buccales spécialisées d'*A. aphidimyza* lui permettent de capturer efficacement ses proies, cette espèce est davantage vulnérable à la prédation comparativement à certains prédateurs actifs. Certaines caractéristiques de l'espèce, comme sa mobilité réduite, sa petite taille ainsi que sa spécificité à une ressource alimentaire contribuent en effet à sa vulnérabilité face aux prédateurs intraguilides (Lucas *et al.*, 1998). Une étude en laboratoire sur les comportements de prédation de trois prédateurs de pucerons a d'ailleurs démontré qu'*A. aphidimyza* fut à plusieurs reprises une proie intraguilde en présence de coccinelles et de chrysopes, des prédateurs généralistes et actifs (Lucas *et al.*, 1998). En contrepartie, en tant que prédateur furtif, *A. aphidimyza* peut potentiellement bénéficier des mêmes mécanismes de défense passive utilisées par ses proies. Il est question ici des mécanismes de défense passive associés au mode de vie colonial des pucerons, soit, l'effet de rencontre, l'effet de dilution ainsi que l'effet de la horde égoïste. Des travaux antérieurs de Lucas et Brodeur (2001) ont déjà démontré, en laboratoire la présence d'un effet de dilution attribuable à la présence de plusieurs individus à l'intérieur de la colonie et bénéficiant à la cécidomyie du puceron contre des prédateurs intraguilides. Le prédateur furtif était moins sujet à la prédation par le deuxième stade larvaire de *Chrysoperla rufilabris* (Burmeister) (Neuroptera: Chrysopidae) un prédateur actif, à l'intérieur de grandes colonies comparativement aux colonies plus petites (Lucas et Brodeur, 2001). Toutefois, pour réduire efficacement le risque individuel de capture, un tel effet doit être combiné à la présence d'un effet de rencontre. En effet, il est possible qu'une forte réponse numérique de la guildes prédatrice puisse théoriquement annuler l'effet de dilution (Inman et Krebs, 1987). Par conséquent, il était crucial de tester l'effet de rencontre dans un écosystème naturel ouvert où la cécidomyie et les colonies de pucerons seraient en contact avec une gamme de prédateurs aphidiphages.

1.2 Le système biologique

Les espèces étudiées dans cette recherche se retrouvent au sein d'une guildes aphidiphage liées à la Verge d'or du Canada, dans un milieu ouvert non perturbé. Dans cette section, les différentes espèces (proies extraguilides, proies intraguilides, prédateurs intraguilides) qui font partie du système biologique étudié seront décrites de façon plus précise.

1.2.1 Territoire

Les différents projets de recherche (chapitre II et III) se sont déroulés sur le territoire de l'île Saint-Bernard (45° 23'N, 73° 45'O), à 30 km au Sud-ouest de Montréal, dans la municipalité de Châteauguay (Figure 1.4). Il s'agit d'un refuge faunique où l'utilisation des ressources naturelles et la pratique d'activités récréatives sont restreintes afin de préserver l'intégrité de l'habitat faunique. Ce territoire est particulièrement riche et contient plusieurs écosystèmes : marais, marécages, rivages, prairies, érablière à caryers et chênaie à chênes bicolores. Ces écosystèmes abritent des espèces fauniques et floristiques des plus diversifiées dont 11 espèces floristiques susceptibles d'être désignées menacées ou vulnérables (Guide de l'île Saint-Bernard, 2004). L'écosystème de prairie sélectionné pour la recherche, est composé des principales espèces végétales suivantes : *Asclepias syriaca* L. (Asclepiadaceae), *Solidago canadensis* L. (Asteraceae), *Crataegus spp.* L. (Rosaceae), *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae), *Achillea millefolium* L. (Asteraceae), *Vicia cracca* L. (Fabaceae), *Linaria vulgaris* Miller (Scrophulariaceae), *Brassica kaber* (DeCandolle) (Brassicaceae), *Rhus typhina* L. (Anacardiaceae), *Vitis riparia* Michx (Vitaceae), *Cirsium arvense* L. Scopoli (Asteraceae) and *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae) (Guide de l'île Saint-Bernard, 2004).

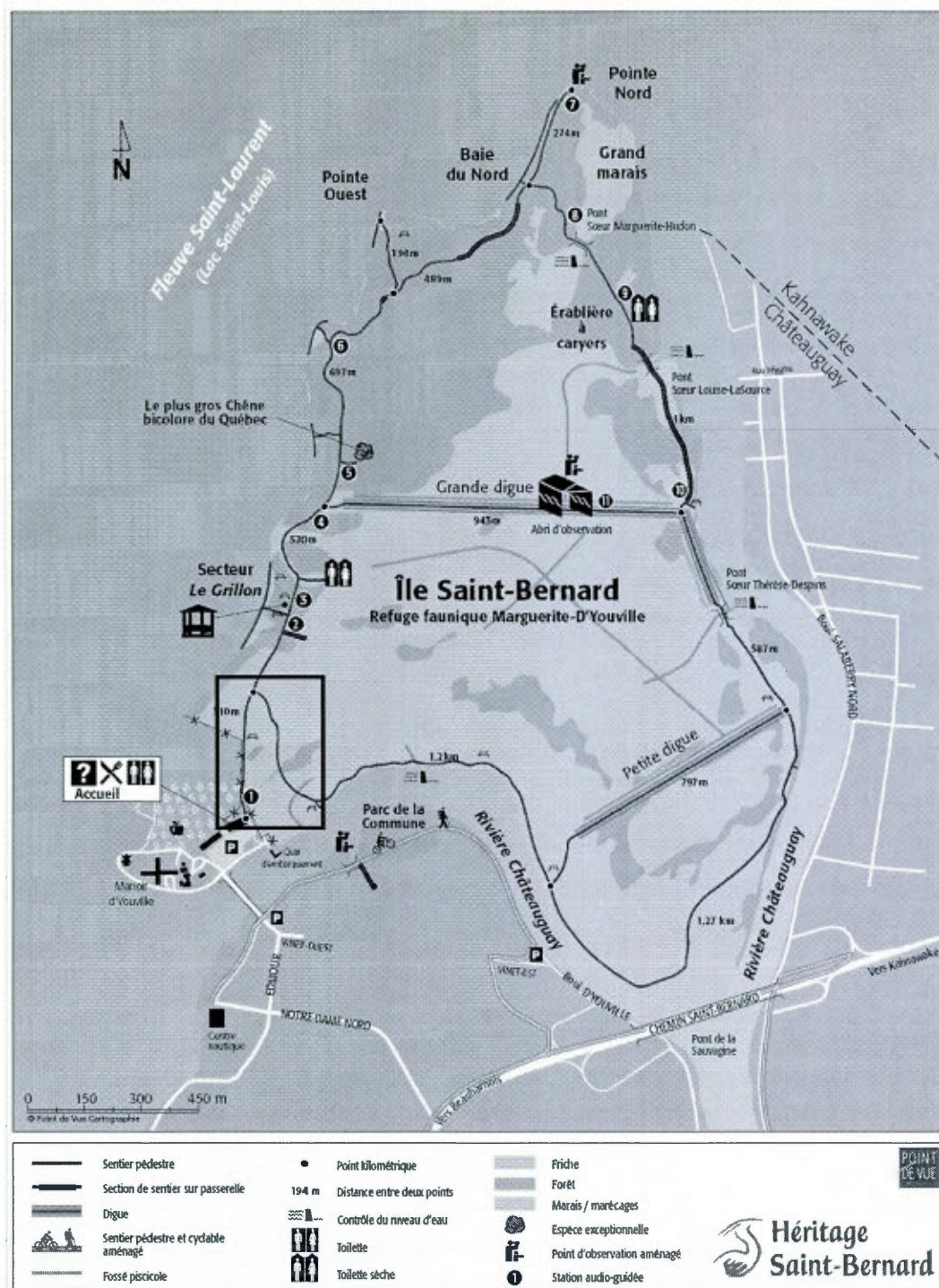


Figure 1.4. Carte du refuge faunique Marguerite-D'Youville, île Saint-Bernard (45° 23' N, 73° 45' O)
 : Zone de l'échantillonnage

1.2.2 Plantes hôtes

Dans le premier chapitre du mémoire les plantes hôtes étudiées sont principalement la Verge d'or du Canada (*S. canadensis*) et l'Asclépiade commune (*A. syriaca*), tandis qu'au deuxième chapitre, seul la verge d'or sera étudiée. Ces deux espèces sont originaires d'Amérique du Nord et se retrouvent de façon abondante dans l'écosystème de prairie sauvage. De plus, ces espèces possèdent une très longue période de floraison (de juillet à septembre) et attirent une grande variété d'insectes. Par exemple, dans l'État de New-York plus de 100 espèces d'insectes ont été répertoriées sur la verge d'or (*Solidago* spp.), et ce, réparties en cinq groupes différents (Messina et Root, 1980; Sholes, 1984; Maddox et Root, 1990; Root et Cappuccino, 1992). Il s'agit d'insectes phytophages (défoliateurs, suceurs de sèves, pollinisateurs) et d'insectes entomophages (parasitoïdes et prédateurs). Selon une étude réalisée par Sholes (1984), le groupe des insectes suceurs constituait la catégorie la plus importante en termes de nombre et d'espèces retrouvées et était composé principalement d'Hémiptères et de Thysanoptères. En contrepartie, bien que la verge d'or attire une grande variété d'insectes phytophages, il est rare que cette plante présente des signes importants de dommages (Sholes, 1984; Maddox et Root, 1990).

1.2.3 Pucerons : proies extraguïdes

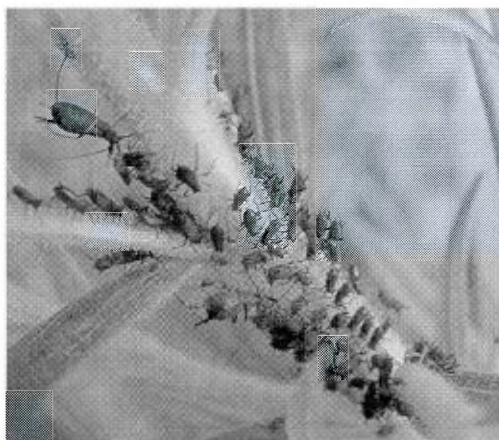
Les pucerons sont de petits insectes (de 1 à 4 mm) de l'ordre des hémiptères, constitués d'un corps mou et ovale. De type piqueur-suceur, leur pièce buccale (rostre) est composée de stylets qu'ils enfoncent dans les tissus des végétaux pour se nourrir de la sève des plantes (Ponsen, 1987). Le cycle de développement chez les pucerons peut être de deux natures: soit monoécique (spécifique à une plante hôte) ou dioécique (nécessité d'une plante hôte alternative durant une partie du cycle de développement) (Dixon, 1985). Il s'agit d'insectes hémimétaboles, c'est-à-dire à métamorphose incomplète et pouvant se reproduire de manière sexuée ou asexuée. Plus spécifiquement, le cycle de développement du puceron est caractérisé par l'éclosion des œufs au printemps et ensuite par la succession de, généralement, quatre stades larvaires. Les individus immatures (larves) ressemblent aux adultes, mais sont de tailles plus petites (Dixon, 1985). Par contre, au cours du développement, des caractéristiques spécifiques peuvent se développer chez certains individus comme la présence d'ailes au stade adulte. Les pucerons, par leur distribution

contagieuse et le fait qu'ils se regroupent en très grand nombre, attirent une grande gamme de prédateurs. Conséquemment, ils font partie d'un système où s'observe couramment des comportements d'IGP (Lucas, 2005).

Dans le cadre du chapitre II, les espèces de pucerons suivantes furent observées sur l'Asclépiade commune : *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe, *Aphis asclepiadis* Fitch et *Myzocallis asclepiadis* (Monell). Pour le chapitre II et III, une espèce de puceron rouge du sous-genre *Uroleucon* (identification en cours par le *Service national d'identification d'Agriculture Canada*) a été observée sur la Verge d'or du Canada et a constitué l'espèce principale utilisée dans l'expérience du chapitre III (Figure 1.5).

En effet, il existe 22 espèces de pucerons associées uniquement à la verge d'or (*Solidago spp.*) (Moran, 1984). De ces 22 espèces, 14 se retrouvent au Québec, en Ontario et dans les Provinces maritimes et sont liées principalement au support *S. canadensis* (Richards, 1972). Ces espèces sont divisées en trois genres, soit *Cachryphora*, *Uroleucon* et *Macrosiphum*. Par contre, le genre *Uroleucon* a majorité des espèces (Richards, 1972). Plus spécifiquement, le genre *Uroleucon* comporte 93 espèces qui sont fortement associées à la famille des Asteraceae (Moran, 1984). Toutes les espèces de ce genre de pucerons présentent une forme ailée et non-aillée.

a)



b)

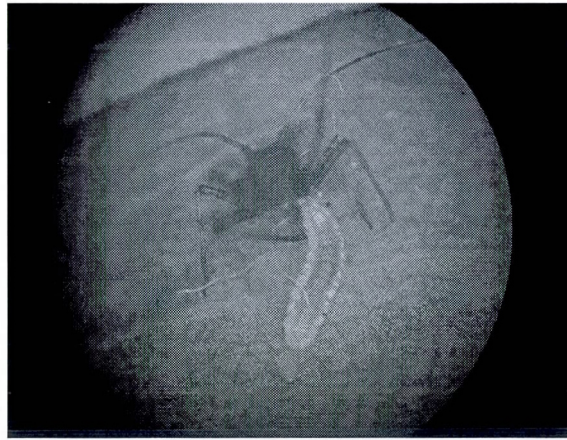


Figure 1.5. Photos du puceron *Uroleucon sp.* a) colonie sur un plant de verge d'or b) un individu se faisant attaquer par *A. aphidimyza*. (Crédit photo Élise Bélanger)

L'espèce de pucerons *Uroleucon* étudiée dans le cadre de cette recherche à l'été 2009 et 2010, était présente sur la verge d'or dès le début de juillet, avant même la floraison de la plante, jusqu'à octobre. De grandes colonies (plus de 500 individus) ont souvent été observées sur ce support. Notons également que les individus de cette espèce sont très mobiles mais en contrepartie, ils semblent très peu perturbés par la manipulation des plants (observations personnelles).

1.2.4 Cecidomyiidae : proie intragilde et prédateur furtif

Dans la littérature, on retrouve quelques mentions de la présence de la cécidomyie du puceron dans des colonies de pucerons du genre *Uroleucon*. Harris (1973) mentionne la présence d'*A. aphidimyza* dans les colonies d'*Uroleucon cichorii* (Koch) et d'*Uroleucon sonchellus* (Monell). De plus, d'autres études ayant étudié les communautés d'insectes associées à la verge d'or ont permis d'identifier la présence de plusieurs espèces de Cecidomyiidae, dont des espèces du genre *Aphidoletes* sur ce support, en présence de l'espèce de puceron *Uroleucon erigeronensis* (Root et Cappucino, 1992; Sholes, 1984).

Dans la présente étude, la cécidomyie du puceron (*A. aphidimyza*) est l'espèce de prédateur furtif étudiée. Il s'agit d'une espèce très répandue à l'échelle de la planète et qui s'attaque à plus de 60 espèces de pucerons différentes, dont plusieurs sont des ravageurs de plantes cultivées (Nijveld, 1988). Les œufs de couleur orangée sont déposés par la femelle adulte directement au sein de la colonie de pucerons. Dès que la larve (de 2.5 à 0.7 mm) émerge de son œuf, elle doit chercher activement une proie à proximité. En effet, les larves néonates ne peuvent se déplacer de plus de 63mm, pour trouver une proie (Markkula et Tiittanen, 1985). Lorsqu'elles trouvent un puceron, elles le transpercent à l'aide de pièces buccales spécialisées ressemblant à un harpon, et extraient les fluides corporels du puceron. Le taux de capture de pucerons durant la phase larvaire de la cécidomyie semble variable et dépend de la taille des pucerons et de la durée complète des différents stades larvaires (3 à 17 jours) ainsi que de la température (Nijveld, 1988). La consommation moyenne de pucerons par la cécidomyie durant son stade larvaire peut varier de 10 à 20 pucerons (Nijveld, 1988; Harizanova, 1997). Le nombre d'œufs pondus par les femelles sur la plante hôte est souvent proportionnel à la densité de pucerons présents (Nijveld, 1988 ; Lucas et Brodeur, 1999). En effet, les femelles

adultes de cécidomyie peuvent détecter de façon visuelle et olfactive les colonies de pucerons et vont ainsi préférer pondre dans les colonies représentant une plus grande source alimentaire (Ruzicka, 1998; Van Emden et Harrington, 2007). Ce comportement a été validé récemment par Sentis *et al.* (2012) où le nombre d'œufs pondus par l'espèce en verger de pommier, a augmenté avec l'abondance de pucerons. De plus, la présence de prédateurs intraguildes, fourmis et larves de conspécifiques dans les colonies de pucerons, n'a pas affecté significativement le choix des cécidomyies en faveur des plus grandes colonies.

Plusieurs études ont démontré une l'efficacité d'*A. aphidimyza* comme agent de lutte biologique contre les pucerons (Hagley, 1989; Sentis, 2008; Meadow *et al.*, 1985; Lucas et Brodeur, 1999; Gotte et Sell, 2002). Sa spécificité à ses proies et son comportement furtif assurent entre autres son succès comme prédateur de pucerons (Nijveld, 1988). Par contre, *A. aphidimyza* présente de faibles taux de fécondité (Nijveld, 1988) ainsi qu'une vulnérabilité à l'IGP (Lucas *et al.*, 1998). De plus, il est possible d'observer une interaction négative entre la cécidomyie et certaines espèces de fourmis (Rincon-Vitova Insectaries Inc., 2006; Sentis, 2008). Effectivement, une relation de mutualisme peut exister entre les fourmis et certaines espèces de pucerons : en échange de miellat, les fourmis protégeront les pucerons en attaquant leurs prédateurs (Dixon, 1985; Sudd, 1988). Par contre, le comportement furtif d'*A. aphidimyza* et le fait que l'espèce se dissimule parfois sous des carcasses de pucerons, peut contribuer à sa protection. Selon Way, (1963) les fourmis pourraient avoir de la difficulté à repérer l'espèce de façon visuelle. Effectivement, Guénard (2007) a observé qu'*A. aphidimyza* était moins affectée par la présence de fourmis comparativement à une larve de coccinelle, un prédateur actif. En somme, de plus amples recherches sont nécessaires afin de caractériser les interactions entre un prédateur furtif et les fourmis.

Comme il existe peu de données sur la présence de cette espèce en milieux non-agricoles, des observations préliminaires ont été réalisées à l'été 2010, avant le début des expériences. Ces observations ont permis de valider la présence de ce prédateur furtif sur la verge d'or. En effet, un grand nombre de cécidomyies du puceron a été observé sur des plants de verge d'or infestés de pucerons. Sur un total de près de 600 plants échantillonnés, une moyenne de 1,7

cécidomyie par plant a été observé au cours du mois de juillet 2010 (observation personnelle).

1.2.5 Prédateurs intraguilles et chercheurs actifs

Les prédateurs naturels des pucerons sont nombreux et contribuent au contrôle des populations (Sunderland *et al.*, 1997; Symondson *et al.*, 2002). Plusieurs de ces prédateurs sont généralistes et peuvent également s'attaquer à des compétiteurs comme la cécidomyie du puceron (Lucas *et al.*, 1998). Le succès de prédation de ces insectes dépendra de certains facteurs liés aux espèces prédatrices, comme la voracité (nombre de proies consommable par un prédateur), l'efficacité de recherche, la taille de l'insecte et les stades de développement impliqués (Fraser, 1988). De plus, au niveau du groupe, la réponse numérique des prédateurs (augmentation du nombre de prédateurs en fonction du nombre de proies) et la réponse fonctionnelle (relation entre le nombre de proies consommées et le nombre de proies présentes) détermineront également les impacts des prédateurs sur les proies intraguilles. Dans le système biologique étudié, les ennemis naturels pourront provenir des différentes familles suivantes: Chrysopidae, Syrphidae, Anthocoridae et Coccinellidae (Minks et Harrewijn, 1988). Par exemple, deux études réalisées dans l'État du Michigan ont permis d'inventorier par observation visuelle l'ensemble des prédateurs aphidiphages présents dans différentes cultures (Costamagna et Landis, 2007; Costamagna *et al.*, 2008). Les deux groupes les plus importants étaient les Coccinellidae et les Anthocoridae, représentés majoritairement par *H. axyridis* et *O. insidiosus*.

Neuroptera : Chrysopidae

Cette famille d'insectes est polyphage, mais les pucerons constituent une grande part de leur ressource alimentaire, si présents dans l'écosystème. En effet, les chrysopes peuvent s'avérer efficaces pour contrôler les populations de pucerons, surtout dans les périodes où les coccinelles sont peu présentes ou inactives, les larves de chrysopes se faisant attaquer par ces dernières (Gardiner et Landis, 2007). L'efficacité des chrysopes comme prédateur aphidiphage dépendra de plusieurs facteurs : la structure d'âge des proies, la densité et la hauteur de la végétation, le climat et le taux de parasitisme (New, 1988). Notons que les Chrysopidae possèdent en général une grande longévité, des taux de fécondité élevés et de

courtes périodes de développement, ce qui leur confère un avantage comme prédateur (New, 1988). Finalement, mentionnons qu'il a déjà été démontré expérimentalement l'existence de comportements de prédation intragilde par *C. rufilabris* sur le prédateur furtif *A. aphidimyza* (Lucas *et al.*, 1998) ainsi que par l'espèce *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera Chrysopidae) sur des œufs de coccinelle asiatique et de coccinelle à deux points (*Adalia bipunctata* (L.)) (Santi et Maini, 2006).

Diptera : Syrphidae

Les syrphes sont un important groupe d'ennemis naturels des pucerons (Brewerand et Elliot, 2004; Freier *et al.*, 2007). Il existe deux tribus principalement aphidiphages, soit *Syrphini* et *Melanostomini* (Chambers, 1988). Les adultes, ailés et très mobiles, vont d'abord pondre leurs œufs à proximité des colonies de pucerons (Almohamad *et al.*, 2009). Par la suite, c'est au stade larvaire que les syrphes consommeront les pucerons. Les larves de syrphe sont d'ailleurs réputées pour être très voraces et consommer beaucoup d'individus en peu de temps (Chambers, 1988). Selon plusieurs études, le nombre d'œufs pondus par la femelle dans les colonies est directement lié à une réduction plus importante de la densité de pucerons dans différentes cultures (Freier *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2008; Tenhumberg et Poehling, 1995). Les syrphes s'attaquent à plusieurs espèces de pucerons présentes en culture, notamment dans la culture de la laitue (Smith et Chaney, 2007; Smith *et al.*, 2008; Hopper *et al.*, 2011), du blé (Tenhumberg et Poehling, 1995) et de la pomme (Short et Bergh, 2004), et constituent un bon potentiel comme agent de lutte biologique. Par contre, les syrphes peuvent être victimes de prédation intragilde. Dans une étude réalisée par Ingels et De Clercq (2011), l'espèce *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) fut à plusieurs reprises la proie de la coccinelle asiatique. La taille des individus semblait un facteur important dans l'occurrence de l'IGP, où les stades avancés de la coccinelle asiatique s'attaquaient plus souvent aux premiers stades larvaires du syrphe. Une compétition intragilde entre ces deux mêmes espèces peut également s'observer au moment de l'ovoposition chez les prédateurs adultes (Almohamad *et al.*, 2010). En effet, en réponse au passage de la coccinelle asiatique, la femelle syrphe a pondu significativement moins d'œufs dans la colonie de pucerons, contrairement à la coccinelle asiatique qui ne s'est pas montrée affectée par la présence d'un autre prédateur.

Hemiptera : Anthocoridae

Présents sur plusieurs espèces de fleurs, les anthocoridae sont des prédateurs de thysanoptères, de pucerons, de tétranyques ainsi que de plusieurs autres arthropodes. Les genres *Anthocoris* et *Orius* sont particulièrement prédateurs de pucerons au stade de nymphe et adulte (Hodgson et Aveling, 1988) ainsi que des consommateurs de larves de cécidomyies (Couturier, 1973). Ces prédateurs possèdent plusieurs caractéristiques d'agent de lutte biologique; une bonne capacité de recherche, un développement rapide en présence de proies et une capacité de se regrouper à un même endroit lorsque les proies sont abondantes (Hodgson et Aveling, 1988). L'espèce *O. insidiosus* est particulièrement utilisée pour lutter contre les pucerons dans les cultures de soya (Rutledge *et al.*, 2004; Desneux *et al.*, 2006; Hardwood *et al.*, 2007; Butler et O'neil, 2008). Son impact est particulièrement marqué en début de saison, lorsque la densité de pucerons n'a pas encore atteint son maximum (Hardwood *et al.*, 2007). Par contre, en fin de saison il est possible d'observer une compétition intra et inter spécifique plus intense et notamment avec la coccinelle asiatique (Rutledge *et al.*, 2004). Les interactions intraguildes entre les anthocoridae et d'autres prédateurs aphidiphages demande à être davantage étudiées en vue de faire l'utilisation de combinaisons de prédateurs. Par exemple, dans une stratégie de lutte contre *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae) dans la culture du concombre, *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), l'interaction entre *A. aphidimyza* et *Orius laevigatus* Fieber (Hemiptera: Anthocoridae) a été étudiée. Dans ce cas spécifique, les résultats démontrèrent la présence d'une faible IGP asymétrique entre *A. aphidimyza* et *O. laevigatus*, n'influençant pas la capacité des deux prédateurs à amoindrir ensemble les populations de pucerons (Hosseini *et al.*, 2010).

Coleoptera : Coccinellidae

La famille des Coccinellidae est une très grande famille comportant près de 80 espèces au Québec (Larochelle, 1979). En grande partie zoophages, les coccinelles agissent comme prédateurs au stade larvaire et adulte auprès des pucerons et de plusieurs autres ordres d'insectes : Thysanoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera et Coleoptera. La relation prédateur-proie a été particulièrement étudiée entre les coccinelles et les pucerons depuis les années 1950. L'étude de la dynamique des populations des pucerons nous a révélé que leur

abondance a une incidence sur le taux de prédation des coccinelles (Hodek et Honek, 1996; Turchin et Kareiva, 1989). Plusieurs caractéristiques sont à l'origine du succès des coccinelles en tant que prédateurs. Elles possèdent une bonne capacité de recherche de nourriture, elles sont très voraces, elles occupent les mêmes habitats que leurs proies et elles sont de type polyphages, ce qui leur permet de consommer des sources alternatives de nourriture en cas d'absence de proies (Hodek et Honek, 1996). De plus, certaines espèces de coccinelles s'attaqueraient à la cécidomyie du puceron. En effet, des comportements de prédation intragilde contre le prédateur furtif ont été observés en laboratoire par la coccinelle maculée (*Coleomegilla maculata lengi* Timberlake) (Lucas *et al.*, 1998) et la coccinelle asiatique (Gardiner et Landis, 2007).

1.2.6 *Harmonia axyridis* : Prédateur intragilde et chercheur actif

La coccinelle asiatique représente un prédateur important dans la famille des Coccinellidae. Originaire d'Asie, elle a été introduite la première fois en 1916 aux États-Unis afin de lutter contre la présence de pucerons en vergers (Gordon, 1985). Grâce à sa grande facilité d'adaptation à de nouveaux milieux, cette espèce s'est grandement dispersée en Amérique du Nord et a été identifiée pour la première fois au Canada en 1994 (Coderre *et al.*, 1995). Aujourd'hui, il s'agit d'une espèce commune au Québec ayant même atteint les limites des régions de l'Abitibi et du Saguenay Lac Saint-Jean (Lucas *et al.*, 2007a). La Coccinelle asiatique est un agent de lutte biologique efficace contre 16 espèces différentes de ravageurs (Lucas *et al.*, 2007b; Soares *et al.*, 2007). Plusieurs caractéristiques physiologiques, morphologiques et comportementales ont déjà été identifiées comme partie prenante de son succès comme agent de lutte biologique. Plus spécifiquement, notons que cette coccinelle, comparativement aux autres coccinelles de type aphidiphage, possède un corps plus volumineux, peut se présenter sous différentes couleurs et motifs (polymorphisme), présente de courts temps de développement des stades larvaires, présente des taux de fécondité très élevés et, finalement, présente une grande habileté à acquérir des ressources alimentaires (Labrie *et al.*, 2006; Soares *et al.*, 2008). Conséquemment la coccinelle asiatique peut agir à titre de prédateur intragilde en s'attaquant à d'autres espèces de coccinelles (Yasuda *et al.*, 2004; Michaud, 2002) ou à d'autres prédateurs aphidiphages. Par exemple, des

comportements d'IGP furent observés entre la coccinelle asiatique et les espèces suivantes; *C. carnea* et *A. aphidimyza* (Phoofolo et Obrycki, 1998; Gardiner et Landis, 2007).

CHAPITRE II

DOMINANCE OF THE MULTICOLOURED ASIAN LADY BEETLE *HARMONIA* *AXYRIDIS* IN AN UNDISTURBED WILD MEADOW ECOSYSTEM

DOMINANCE OF THE MULTICOLOURED ASIAN LADY BEETLE *HARMONIA* *AXYRIDIS* IN AN UNDISTURBED WILD MEADOW ECOSYSTEM

Élise BÉLANGER & Éric LUCAS

Laboratoire de lutte biologique,
Département des Sciences Biologiques,
Université du Québec à Montréal,
C.P. 8888 Succ. Centre-ville, Montréal, Qc, Canada H3C 3P8
Tel (514) 987-3000 (4799#) Fax: (514) 987-4647, belanger.elise.3@courrier.uqam.ca

2.1 Résumé

Quinze ans après son introduction au Québec, *Harmonia axyridis* figure parmi les principales espèces de coccinelles dominant les paysages forestiers, agricoles et urbains de la province. Plusieurs études réalisées en Amérique du Nord ont démontré que l'arrivée de la coccinelle asiatique et d'autres coccinelles exotiques a été suivie par un déclin de certaines populations de coccinelles indigènes. Un inventaire a été réalisé à l'été 2009 et 2010 dans un milieu protégé au sud-ouest de Montréal (Québec, Canada), ayant pour objectif d'évaluer l'abondance de la coccinelle asiatique et d'autres espèces exotiques et indigènes. Les données ont été recueillies de façon hebdomadaire, dans un écosystème ouvert, non perturbé principalement sur la Verge d'or du Canada (*Solidago canadensis* L.) (Asteraceae) et l'Asclépiade commune (*Asclepias syriaca* L.) (Asclepiadaceae) infestées de pucerons. Sur un total de 1522 individus recensés, sept espèces de coccinelles furent identifiées. Sur l'ensemble des supports échantillonnés à l'été 2009, la coccinelle asiatique était largement dominante (69% de l'ensemble des coccinelles). De plus, l'ensemble des espèces exotiques a représenté 84% de l'assemblage total des coccinelles, incluant les espèces suivantes; *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) et *Coccinella septempunctata* (L.). Ces résultats démontrent que les milieux naturels ne semblent pas constituer des milieux refuges pour les espèces indigènes suite à l'arrivée d'espèces envahissantes, dont la coccinelle asiatique.

2.2 Abstract

Fifteen years after its arrival in Quebec (Canada), the multicoloured Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) has become one of the dominant coccinellid species in agricultural, forested and urban areas. Several studies conducted in North American agricultural ecosystems show that the arrival of *H. axyridis* and other exotic coccinellid species was followed by decreases in the populations of native coccinellid species. In this study, the abundances of *H. axyridis* and other native and exotic species were determined in an undisturbed wild meadow located in a protected area. In 2009 and 2010, mainly *Solidago canadensis* L. (Asteraceae) and *Asclepias syriaca* L.

(Asclepiadaceae) infested with aphids were surveyed. A total of 1522 individuals, belonging to seven different species, were recorded. In 2009, on all the plants monitored, *H. axyridis* was clearly the dominant species (69% of the coccinellid assemblage). In addition, these exotic species constituted 84% of the coccinellid assemblage, including *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.). It is likely the dominance of the eurytopic Asian lady beetle in agricultural, forested, urban and undisturbed open ecosystems, poses a threat to native lady beetles. These results also provide evidence that undisturbed wild meadow ecosystems will not constitute a natural refuge from *Harmonia axyridis* for native species of lady beetles.

Key words. Coccinellidae, exotic species, native species, refuge, *Solidago canadensis*, *Asclepias syriaca*

2.3 Introduction

The destruction of habitats and establishment of invasive species are matters of concern, for the conservation of global diversity (Pimentel *et al.*, 2000; Vitousek *et al.*, 1997). Some studies conducted in North American agricultural ecosystems show that the arrival of exotic species of coccinellid was followed by declines in the numbers of native species (Turnock *et al.*, 2003; Brown, 2003; Evans, 2004; Alyokhin and Sewell, 2004). However, the consequences of successful establishment of exotic insect species are still poorly known (Soares *et al.*, 2007; Koch and Galvan, 2008). A review of multi-year surveys of coccinellid populations (Harmon *et al.*, 2007) indicated it is difficult to conclude that exotic species have had a negative effect on the abundance of native species, due mainly to the high variability in coccinellid population densities from year to year. Nevertheless, changes in coccinellid assemblages and declines in the abundances of some native species in different ecosystems have been recorded. In Eastern Canadian agricultural systems exotic lady beetles are dominant (up to 89% of the coccinellids encountered) and since their arrival, *Hippodamia tredecimpunctata tibialis* (Say), a previously common native species, has almost disappeared from these habitats (Lucas *et al.*, 2007a).

The Asian lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas) has been particularly well studied in the past few years. Because *H. axyridis* is an effective generalist predator of aphids it has been repeatedly introduced into countries throughout the world for biological control purposes. In North America, this species was introduced in 1916 (Gordon, 1985), first became established

in Louisiana in 1988 and first recorded in Quebec (Canada) agroecosystems in 1994 (Coderre *et al.*, 1995). Eastern Canadian agroecosystems were invaded previously by two exotic coccinellid species, *Propylea quatuordecimpunctata* L., in the 1960s (Gordon, 1985) and *Coccinella septempunctata* L. in 1973 (Laroche, 1979). However, only ten years after the arrival of *H. axyridis* it became one of the dominant exotic species in most perennial and annual crops (5 to 64% of the coccinellids encountered) in Eastern Canada (Lucas *et al.*, 2007a). This species is also recorded in many types of ecosystems like areas forested with aspen, birch, willow and fir (Berthiaume *et al.*, 2000) and even in urban areas (Labrie *et al.*, 2008). Many developmental and behavioural traits of this species may have contributed to its invasive success. Compared to *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae), a native species commonly encountered in different agricultural ecosystems in Eastern Canada, the larvae of *H. axyridis* develop faster, are more voracious and search more efficiently, which may account for its invasive ability in Eastern Canada (Labrie *et al.*, 2006).

Some negative effects of introducing exotic species are reported: competitive suppression, competitive displacement of native natural enemies and suppression of non-target prey species (Simberloff and Stiling, 1996; Williamson, 1996; Evans, 2004; Alyokhin and Sewell, 2004). Competitive displacement is defined, as “the removal of a formerly established species from a habitat through superior use, acquisition, or defence of resources by another species” (Reitz and Trumble, 2002). Related to this competitive response, some authors refer to the *Habitat compression hypothesis* (Evans, 2000; Evans, 2004; Alyokhin and Sewell, 2004; Finlayson *et al.*, 2008; Kajita and Evans, 2009; Gardiner *et al.*, 2009) and speculate that native species retreat and remain dominant in non-agricultural habitats in response to the arrival of exotic lady beetles. Habitat compression could be the result of either exploitative competition, when exotic species significantly reduce aphid populations in agricultural habitats, or of intraguild predation of native ones by invasive species. Evans (2000) found that even though *C. septempunctata* is broadly distributed across the agricultural landscapes in Utah (USA), it is not as dominant in natural habitats (3% of the total assemblage), where *Coccinella transversoguttata* Faldermann and other native species are dominant. It is possible, however, that exotic species may spread less rapidly in un-fragmented landscapes and that

the complexity of some communities acts as a buffer against invasion (Tilman, 1997; Sakai *et al.*, 2001).

The aim of the present study was to characterize the coccinellid assemblage in an undisturbed wild meadow ecosystem and evaluate whether it is dominated by exotic or native species. Based on the study of Evans (2000; 2004) it was postulated that native species would numerically dominate *H. axyridis* and other exotic lady beetles, as this type of ecosystem may act as a refuge for native lady beetles.

2.4 Material and methods

Study site: This research was conducted on Île Saint-Bernard (45° 23' N, 73° 45' O), a protected area 30 km south-west of Montreal (Quebec, Canada). The island, located bordered Lac Saint-Louis, consists of 250 hectares of several different ecosystems bordered on south and east shores by the Chateauguay River (50 to 100 m wide). For this study, the wild meadow ecosystem, which makes up approximately one third of the island, was surveyed.

Plant species: A survey was conducted on *Solidago canadensis* L. (Asteraceae) infested with aphids (Hemiptera: Aphididae). This species was selected because it is very common throughout summer. Furthermore, two different species of aphids, *Uroleucon nigrotuberculatum* (Olive) and *Uroleucon caligatum* (Richards), are commonly found on these plants. There were also other plants infested with aphids: *Asclepias syriaca* L. (Asclepiadaceae), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae) and *Cirsium arvense* L. Scopoli (Asteraceae), and these species were also included in the 2009 survey. In 2010 only *S. canadensis* was surveyed because there was a great density and diversity of coccinellids on this plant species.

Sampling: The wild meadow was surveyed weekly from May to October in 2009 and 2010. Depending on the sampling period, up to five replicate patches of 50 plants in the same area of each species of host plant were selected. The plants chosen had to be infested with aphids (colonies of more than 50 aphids) and were not necessarily the same at every week. Species,

development stage and abundance of the different coccinellids were recorded by visual observation.

Statistical analysis: Although all the coccinellid species observed were recorded, the analysis was limited to aphidophagous lady beetles. Two species were excluded from the analysis (*Psyllobora vigintimaculata* (Say) and *Chilocorus stigma* Say) as only a few individuals were found on the host plants surveyed. The data collected throughout the season were pooled for each host plant. The sum of individuals for each species was used to calculate the relative abundance. To compare the relative percentages of the different species and the proportion of invasive versus indigenous species in the two years (2009-2010) on *S. canadensis*, a contingency table (G test) was used. For the same year (2009), the non-parametric Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test, followed by Holm-Bonferroni correction for multiple comparisons, was used to compare the different ladybeetle species and coccinellid origin (exotic vs native) per host plant, as coccinellid abundance was not normally distributed. Analyses were performed using JMP 7.0.1® (SAS Institute 2007).

2.5 Results

All host plants: A total of 1255 coccinellid individuals were observed in 2009 and 267 in 2010 (only on *S. canadensis*). Seven different species were recorded, including the exotic *P. quatuordecimpunctata*, *C. septempunctata* and *H. axyridis* and the indigenous *C. maculata* and *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville. Considering the results for all the host plants in 2009, *H. axyridis* was the dominant species (69% of the total coccinellid assemblage), followed by *C. maculata* (14%) (Figure 2.1). Exotic species made up 84% of the coccinellid assemblage and *C. septempunctata* and *P. quatuordecimpunctata* account, respectively, for 10% and 5%. The native coccinellid *H. convergens* made up only 2% of the total assemblage.

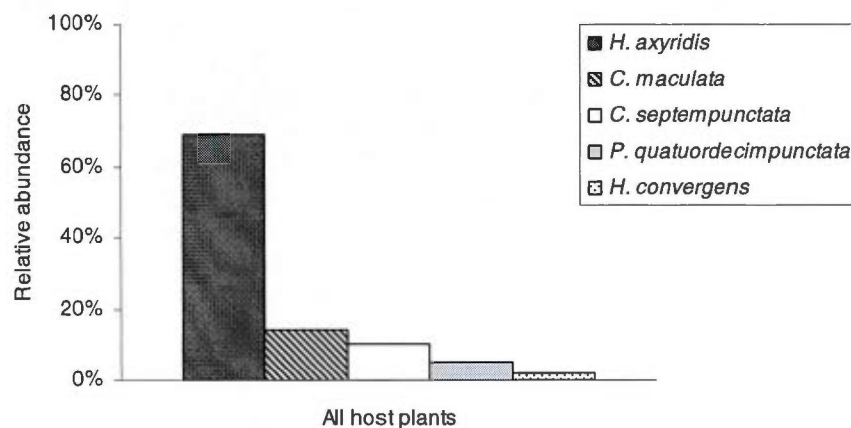


Figure 2.1 Percentage relative abundance of five species of coccinellids on the plants sampled in 2009

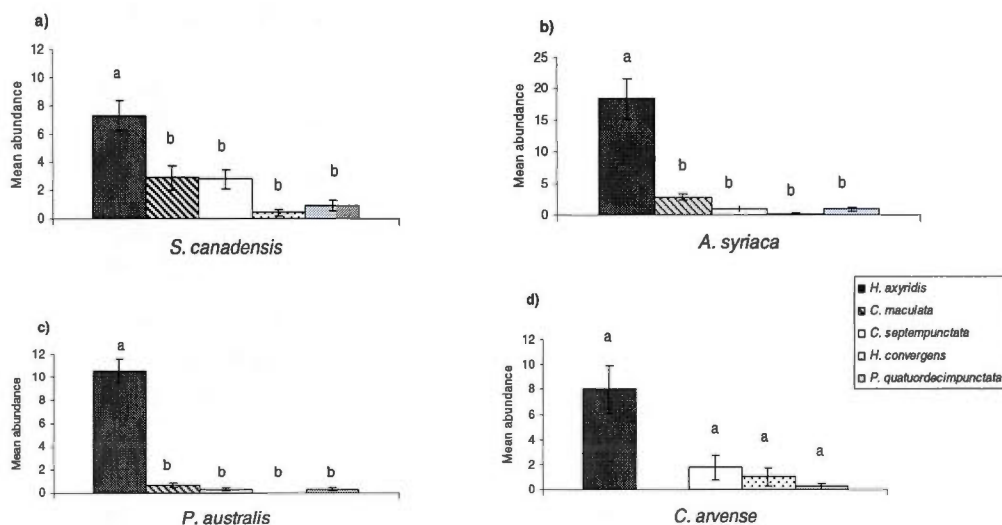


Figure 2.2 Abundance (mean \pm SE) of each of the five species of coccinellid recorded on a) *S. Canadensis* (n=32), b) *A. syriaca* (n=26), c) *P. australis* (n=15) and d) *C. arvense* (n=4) in 2009. Different letters indicate a significant difference in the mean abundance of *H. axyridis* compared to each of the other species ($p < 0.05$)

S. canadensis: This host plant was surveyed in 2009 and 2010. The number of native lady beetles recorded in the two years differed greatly. In 2009, 23% of the assemblage was composed of native species compared to 0.3% in 2010. The relative percentage of the different species in the coccinellid assemblage changed significantly from 2009 to 2010 (G

test: $G_5 = 195.76$; $p < 0.0001$) as did the relative percentage of invasive versus indigenous species (G test: $G_1 = 34.637$; $p < 0.0001$).

In 2009, 462 coccinellids were recorded on *S. canadensis*. *H. axyridis* was the dominant coccinellid making up 50% of the total coccinellid assemblage and was significantly more abundant than any other species (Table 1 and Figure 2.2). The highest percentage of *H. axyridis* was recorded on July 7th, when it made up 79% of the coccinellid assemblage, and the lowest percentage on August 19th, when it made up 21% of the assemblage (Figure 2.3). On four different occasions during the sampling season (July 23rd, August 19th, Sept. 10th and 17th) *H. axyridis* was not the dominant species. *Coleomegilla maculata* and *C. septempunctata* were the second and third most dominant exotic species making up, respectively, 20% and 19% of the total coccinellid assemblage. The comparison of the numbers of exotic vs native species revealed that the exotic species were significantly more abundant (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test: $Z = 195.5$; $n = 32$; $p = <0.0001$) (Figure 2.5).

In 2010, 267 coccinellids were recorded. *H. axyridis* was the dominant coccinellid making up 67% of the total coccinellid assemblage and significantly more abundant than any other species (Table 1 and Figure 2.3). The highest percentage of *H. axyridis* was recorded on September 21st, when it made up 100% of the coccinellid assemblage, and the lowest percentage on July 29th, when it made up 32% of the assemblage (Figure 2.3). On two different occasions during the sampling season (July 14th and 29th) *H. axyridis* was not the dominant species. *Coccinella septempunctata* and *P. quatuordecimpunctata* were the second and third most dominant exotic species, making up, respectively, 18% and 15% of the total coccinellid assemblage. *Hippodamia convergens*, a native species, was not recorded. The comparison of the numbers of exotic vs native species revealed that exotic species were significantly more abundant (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test: $Z = 189$; $n = 27$; $p = <0.0001$) (Figure 2.5).

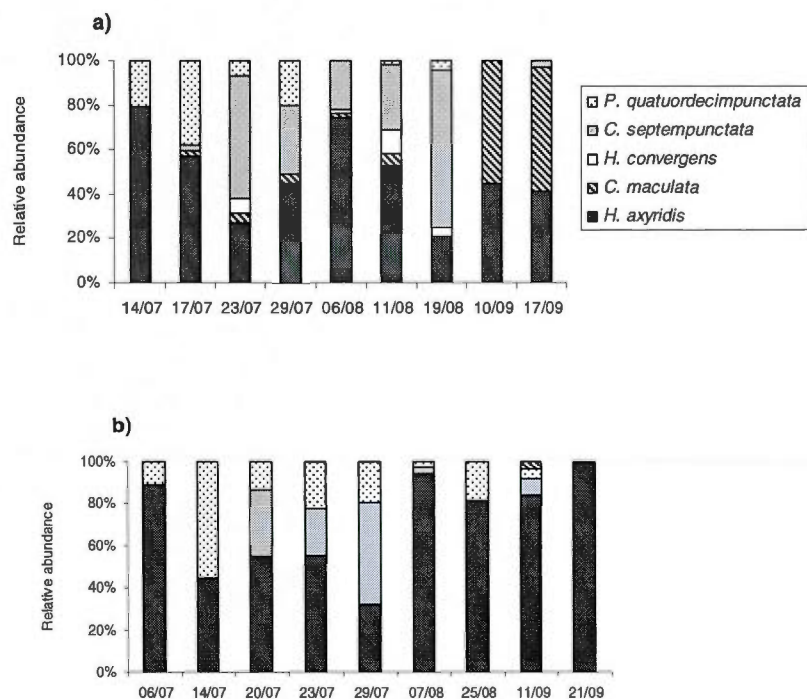


Figure 2.3 Percentage relative abundance of each of the five species of coccinellid recorded each week on *S. canadensis* in a) 2009 and b) 2010

A. syriaca: When this plant was surveyed in 2009 a total of 587 coccinellids were recorded. *Harmonia axyridis* was the dominant coccinellid making up 78% of the total assemblage and was significantly more abundant than any other species (Table 1 and Figure 2.2). The highest percentage of *H. axyridis* was recorded on August 19th, when it made up 85% of the coccinellid assemblage, and the lowest percentage on July 23rd, when it made up 43% of the assemblage (Figure 2.4). *Harmonia axyridis* was the more abundant species recorded throughout the sampling season. *Coleomegilla maculata* was the second most dominant species making up 12% of the total coccinellid assemblage. The comparison of the numbers of exotic vs native species revealed that the exotic species were significantly more abundant (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test: $Z = 152$; $n = 26$; $p < 0.0001$) (Figure 2.5).

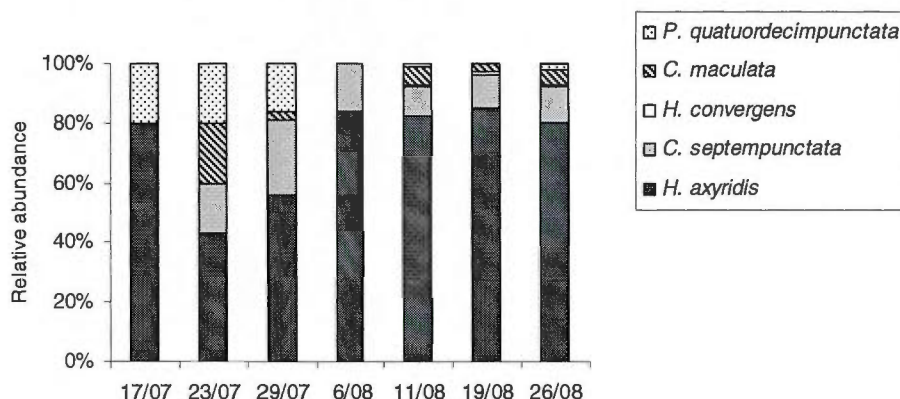


Fig. 2.4 Percentage relative abundance of the five species of coccinellids recorded each week on *A. syriaca* in 2009

P. australis and *C. arvense*: *P. australis* and *C. arvense* were surveyed in 2009. Aphids and coccinellids were mainly recorded on *P. australis* from the end of July to mid-August. Of the 140 coccinellids recorded, *H. axyridis* was the dominant coccinellid making up 88% of the total assemblage and was significantly more abundant than any other species (Table 1 and Figure 2.2). The comparison of the numbers of exotic vs native species revealed that the exotic species were significantly more abundant (Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test: P : $Z = 60$; $n = 15$; $p = <0.0001$) (Figure 2.5).

Aphids and coccinellids were mainly recorded on *C. arvense* from the end of September to the beginning of October. Of the 46 coccinellids recorded, *H. axyridis* was the dominant species making up 67% of the total assemblage. *Coccinella septempunctata* (15% of the assemblage) and *H. convergens* (13% of the assemblage) were the second and third most dominant species.

Table 1 Significance of the difference in the numbers of *H. axyridis* and other species of coccinellid recorded in 2009 and 2010 on different plants infested with aphids.

Year	Host plant	n	Coccinellid species	Z ^a	p ^a
2009	<i>S. canadensis</i>	32	<i>H. axyridis</i> - <i>P. quatuordecimpunctata</i>	245	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. maculata</i>	144,5	0.0015 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. septempunctata</i>	177	0.0003 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>H. convergens</i>	248	<0.0001 *
2010	<i>S. canadensis</i>	27	<i>H. axyridis</i> - <i>P. quatuordecimpunctata</i>	134,5	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. maculata</i>	175,5	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. septempunctata</i>	114	0.0020 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>H. convergens</i>	175,5	<0.0001 *
2009	<i>A. syriaca</i>	26	<i>H. axyridis</i> - <i>P. quatuordecimpunctata</i>	138	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. maculata</i>	138,5	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. septempunctata</i>	147,5	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>H. convergens</i>	150	<0.0001 *
2009	<i>P. australis</i>	15	<i>H. axyridis</i> - <i>P. quatuordecimpunctata</i>	60	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. maculata</i>	60	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. septempunctata</i>	60	<0.0001 *
			<i>H. axyridis</i> - <i>H. convergens</i>	60	<0.0001 *
2009	<i>C. arvense</i>	4	<i>H. axyridis</i> - <i>P. quatuordecimpunctata</i>	5	0.1250 -
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. maculata</i>	5	0.1250 -
			<i>H. axyridis</i> - <i>C. septempunctata</i>	3	0.2500 -
			<i>H. axyridis</i> - <i>H. convergens</i>	5	0.1250 -

^a Z and p values are the results of Wilcoxon matched-pairs signed-rank test (Holm-Bonferroni corrected $P = 0.01$). Note: * indicates a significant difference between the numbers of the two species.

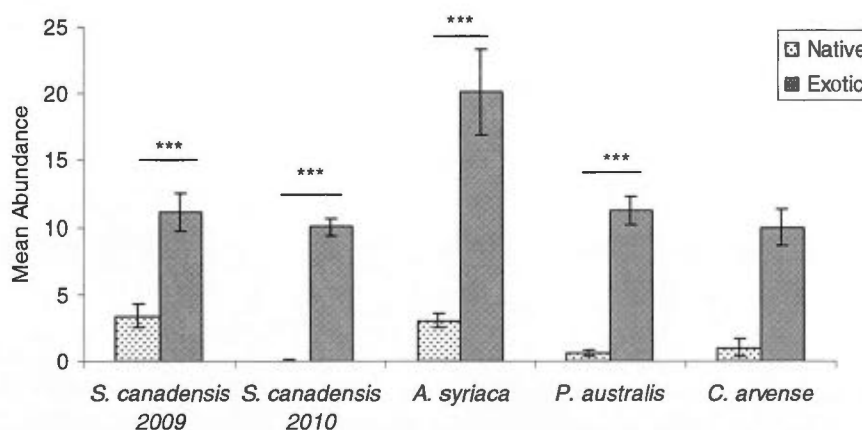


Figure 2.5 Abundance (mean ± SE) of exotic and native lady beetles recorded on different host plants in 2009 and 2010. Note: * indicates $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

2.6 Discussion

In the undisturbed wild meadow system, exotic species were more abundant than native species, on all the species of plants surveyed. Furthermore, the Asian lady beetle numerically dominated the coccinellid assemblages. That is, these results do not support the hypothesis that native species of coccinellids are likely to numerically dominate exotic species in natural habitats. Previous work of Lucas *et al.*, (2007) showed that exotic lady beetles were dominant (up to 89% of the coccinellids encountered) in the Eastern Canadian agricultural systems. According to the considerable difference between exotic and native populations, in both ecosystems (agricultural and undisturbed), there is also no evidence that native lady beetles have retreated to non-agricultural habitats in response to the arrival of exotic lady beetles.

In the United States, studies on the abundance of native and exotic coccinellids have revealed similar results. Finlayson *et al.*, (2008), in a study conducted at different locations in Maine (agricultural and non-agricultural habitats), found that native lady beetles abundance was never higher than that of exotic species in any habitat. Furthermore, there was a strong correlation between native and exotic lady beetle abundances in terms of habitat preference. In another study, Gardiner *et al.*, (2009) compared the density of lady beetles recorded in different types of landscape (forest and grassland) surrounding soybean fields in Iowa, Michigan, Minnesota and Wisconsin. At all locations, exotic lady beetles were more abundant than native species. However, *H. axyridis* was more abundant in forested landscape and native species (*H. convergens* and *C. maculata*) most numerous in grassland habitats. These authors discuss the possibility that different types of perennial grassland, such as pasturelands, restored meadows and abandoned old fields may better support native species. Nevertheless, in our study there was not a higher percentage of native species in the wild meadow compared to exotic ones. It is possible that the presence of forested area near the wild meadow has favoured arboreal lady beetles such as *H. axyridis*. Furthermore, there was a higher percentage of exotic species in this wild meadow than in many agricultural habitats in Eastern Canada (Lucas *et al.* 2007a). This is in contrast with the findings of Evans (2000; 2004), where the native species still dominated a native riparian habitat but declined in alfalfa fields, invaded by the exotic species, *C. septempunctata*. However, these studies differ in certain respects: 1) the state of Utah (USA) where Evans conducted his research is very

different in terms of ecosystem and climatic conditions from Eastern Canada (the present study) and the state of Maine (USA) (Finlayson *et al.*, 2008); 2) The main invader in the two studies differed. In the study of Evans, *C. septempunctata* was the most abundant exotic lady beetle, which in the current study made up only 10% of the total assemblage dominated by *H. axyridis*, which was not present in the system studied by Evans. In fact, *H. axyridis* appears to be very aggressive and is reported as an intraguild predator of *C. septempunctata* (Hironori and Katsuhiko, 1997; Yasuda *et al.*, 2004; Ware and Majerus, 2007). Consequently, the invasion by *H. axyridis* resulted in many cases of *C. septempunctata* being displaced from its dominant position (Brown and Miller, 1998; Turnock *et al.*, 2003; Alhmedi *et al.*, 2010); 3). Invasion is a dynamic process. At the time of the surveys by Evans (2000; 2004), *C. septempunctata* may not have spread to unperturbed habitats (Finlayson *et al.*, 2008). It would be interesting to look at the current situation of *C. septempunctata* and other exotic species in Utah.

It is clear from the present study, that fifteen years after its arrival in Eastern Canada, the multicoloured Asian lady beetle is well established in most types of ecosystem, including undisturbed areas. In fact, this exotic species was recorded on all the plants sampled and on many other plants infested with aphids. *Harmonia axyridis* was abundant in 2009 and produced several generations at different times on different hosts. For example, at the beginning of the summer there were hundreds of larvae on willows, feeding on chrysomelid larvae. The great ability of this species to feed and reproduce successfully under an array of different conditions, in an array of different habitats may have facilitated the rapid expansion of the range of this invader in North America. Genetic polymorphism, short development time, high fecundity and low susceptibility to pathogens are some of the important traits that may be involved in this process (Soares *et al.*, 2007; Alhmedi *et al.*, 2010). As the Asian lady beetle has come to dominate agricultural, forest, urban and undisturbed open ecosystems in Eastern Canada we are wondering what will stop the expansion of this exotic lady beetle. In Eastern Canada, the climatic conditions and the landscape structure are usually not suitable for outdoor overwintering of *H. axyridis*. However, the presence of houses has allowed its northern geographical expansion, as these refuges provide cold-free space (Labrie *et al.*, 2008). In this context, it is postulated that the 50° parallel in Eastern Canada will constitute

an approximate northern limit for this species, since above this limit, cities are scarce and distant one from the other, and isolated houses relatively rare in the landscape.

The establishment of the eurytopic and polyphagous Asian lady beetle in new environments may generate some positive and negative effects. First, the survival of native lady beetles and other species is a matter of concern, as they may be threatened. The results presented indicate that even though the exotic species were an important part of the coccinellid assemblage in 2009, *C. maculata*, a native species, was the second most dominant species (14% of the total assemblage). Although *C. maculata* has a lower predation and searching efficiency than *H. axyridis* (Labrie *et al.* 2006), this species seems to be less affected by the invasion of the Asian lady beetle compared to other native species (Cottrell and Yeargan, 1998). In fact, the abundance of this native coccinellid could be the result of niche partitioning, since *C. maculata* is usually restricted to the lower parts of plants and so avoids competition with *H. axyridis*, which is mainly found on the upper parts (Musser and Shelton, 2003; Hoogendoorn and Heimpel, 2004; Lucas *et al.*, 2007a). For example, in 1978, *C. maculata* made up 24% of the coccinellid assemblage in southern Quebec cornfields (Coderre, unpubl. data). Thirty years later, this species is still one of the dominant species, making up 8 to 74% of the coccinellids recorded in different agricultural ecosystems in Eastern Canada (Lucas *et al.*, 2007a). Nevertheless, other native species seem to be more affected by the presence of *H. axyridis*, then *C. maculata*. The high mobility, large size, aggressive behaviour and better searching efficiency of *H. axyridis* may promote its success in different types of interactions (Soares *et al.*, 2007; Pell *et al.*, 2007). Intraguild predation (Yasuda *et al.*, 2004; Michaud, 2002) and exploitative competition (Evans, 2004) are the two main ecological mechanisms likely to have resulted in the local extinction or displacement of native species. A review of 24 studies on the effect of *H. axyridis* on competitors indicates that more than half reported a negative effect (Lucas *et al.*, 2007b; Soares *et al.*, 2007). For example, in North America *H. axyridis* appears to have had a negative effect on the abundance of the following native species: *Brachiacantha ursina* F., *Chilocorus stigma* Say and *Cycloneda munda* Say (Brown and Miller, 1998). Moreover in Japan, *H. axyridis*, is a native species, and has limited the establishment of the exotic *Adalia bipunctata* (L.) (Sakuratani *et al.*, 2000; Kajita *et al.*, 2006). This generalist predator may also attack other natural enemies when target prey are

unavailable or scarce and potentially reduce guild diversity. For example, *H. axyridis* feeds on various stages of predatory species, such as *Chrysoperla carnea* Stephens and *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Phoofolo and Obrycki, 1998; Gardiner and Landis, 2007), but currently it is not clear whether *H. axyridis* has a negative effect on the abundance of these species (Brown, 2003). Furthermore, *H. axyridis* also preys upon the eggs and larvae of the protected monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) (Koch *et al.*, 2003). Finally, another consequence of the dominance of *H. axyridis*, is its effect on different pest species: aphids, mites, chrysomelid larvae, etc. A review of 27 studies on *H. axyridis* as a biocontrol agent indicates that it has been effective in controlling 16 different pest species (Lucas *et al.*, 2007b; Soares *et al.*, 2007). For example, there has been a significant decline in the abundance of aphids in many crops since the arrival of the exotics *C. septempunctata* and *H. axyridis* (Alyokhin *et al.*, 2004; Evans, 2004). This diminution in prey density in agricultural habitats could indirectly affect the relative abundance of the different species, especially native species (Evans and Youssef, 1992; Evans, 2004). In the present study, there was a considerable difference in the number of native lady beetles on *S. canadensis* in the two years, with only one individual found in 2010. This may be due to the marked difference in the weather and aphid densities in the two years (warmer summer, with lower aphid densities in 2010). Regarding this research, it is difficult to account for the differences in the relative abundance of the natives and long-term studies are clearly needed to determine whether *H. axyridis* will expand further into other habitats, and whether it will thereby affect other native species.

2.7 Conclusion

Based on the present study, there is no evidence that undisturbed ecosystems would serve as natural refuges for native lady beetles. According to some authors, few communities are impenetrable to invasion by exotic species (Usher, 1988; Lodge, 1993). The disturbance of natural communities by human activities may lead to successful colonization by exotic species, especially reduction in habitat complexity (Simberloff, 1989; Vitousek *et al.*, 1996; Reitz and Trumble, 2002). Consequently, fragmented and perturbed habitats are often more susceptible to invasion. For example, extensive and repeated releases of *H. axyridis* in several agricultural habitats may have contributed to its success (Soares *et al.*, 2007). However, at a large time scale, some eurytopic and polyphagous exotic lady beetles, such as *H. axyridis*,

may colonize most types of ecosystems, including undisturbed ones. For the development of more effective conservation strategies a better understanding of the mechanisms and the lag period observed during the invasion process is required.

CHAPITRE III

MAY A FURTIVE PREDATOR TAKE BENEFIT FROM AN ENCOUNTER EFFECT AGAINST
INTRAGUILD PREDATORS ?

MAY A FURTIVE PREDATOR TAKE BENEFIT FROM AN ENCOUNTER EFFECT AGAINST INTRAGUILD PREDATORS?

Élise BÉLANGER & Éric LUCAS

Laboratoire de lutte biologique, Département des Sciences Biologiques,
Université du Québec à Montréal C.P. 8888, Succursale Centre Ville
Montréal, Québec, CANADA, H3C 3P8

3.1 Résumé

Les individus vivant de façon grégaire peuvent bénéficier de la présence de leurs congénères contre certains prédateurs. Des mécanismes de défense passive comme «l'effet de rencontre» (la probabilité de détecter une colonie par un prédateur n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation du nombre d'individus dans le groupe) et «l'effet de dilution» (la probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue avec l'augmentation du nombre d'individus dans la colonie) peuvent contribuer à diminuer le risque individuel de prédation face à différents prédateurs. À ce jour, il a été démontré en laboratoire que la cécidomyie du puceron, *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae), un prédateur furtif qui vit près de ses proies sans générer des comportements de défense, bénéficiait d'un effet de dilution lorsque présente à l'intérieur de grandes colonies de pucerons comparativement à des petites colonies. Par contre, afin de pouvoir retirer tous les bénéfices de l'agrégation face à un prédateur, l'effet de rencontre et l'effet de dilution doivent être présents de façon simultanée. L'objectif de cette étude était donc de valider la présence d'un effet de rencontre bénéficiant à la cécidomyie du puceron contre les prédateurs intraguilides. Les résultats ont démontré que la présence de la cécidomyie dans les colonies de pucerons ainsi que la taille des colonies ont affecté le taux de rencontre entre les colonies et les prédateurs aphidiphages. Cependant, l'augmentation du taux de rencontre pour les colonies de grandes tailles comparativement aux plus petites, était inférieure à l'augmentation du nombre d'individus à l'intérieur des colonies. Il s'agit de la confirmation que si les deux effets (de rencontre et de dilution) opèrent simultanément, le risque individuel de prédation sera moins élevé pour un prédateur furtif se trouvant à l'intérieur d'une grande colonie de pucerons comparativement à une colonie plus petite.

3.2 Abstract

Individuals living in a group may benefit from the presence of other individuals against predators. Passive defense mechanisms against predators such as the "encounter effect" (the probability of detecting a colony by a predator does not increase proportionally to the increase in the number of individuals in the group) and "dilution effect" (the probability for an individual of being attacked by a predator decreases with the increase of the number of individuals in the colony) are some of these potential benefits that may decrease the individual risk of predation. The aim of the present research was to determine if the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae), a furtive predator that lives close to its prey without generating defensive behaviours, may benefit from an

encounter effect against intraguild predators as invoked by aphid colony size. The dilution effect has been already demonstrated for this predator. To test this assumption the encounter rate between aphidophagous predators and aphids colonies was observed in an open natural ecosystem where the presence of the predatory midge within two different colony sizes was measured. Our results showed that aphid colony size and midges presence within aphid colonies did affect the encounter rate with predators. However, the encounter rate for large colonies compared to small ones did not increase in proportion with the number of individuals in the colonies. These results show that the predatory midge will be less susceptible to intraguild predators when living in large colonies compared to small ones, because of an encounter effect.

Key words. *Aphidoletes aphidimyza*, furtive predator, encounter effect, dilution effect, intraguild predators

3.3 Introduction

As demonstrated by several studies, there are some potential benefits for individuals living in groups (Pulliam and Caraco, 1984; Vulinec, 1990; Danchin and Wagner, 1997), such as increased foraging efficiency, mating success and protection from predation (Pulliam and Caraco, 1984). Passive defense mechanisms induced by living in groups (encounter and dilution effects), have been observed for different arthropod groups (Treherne and Foster, 1980; Hiber and Uetz, 1982, 1990; Wcislo, 1984; Turchin and Kareva, 1989; Romey, 1995; Lucas and Brodeur, 2001; Chacon and Heimpel, 2010). These mechanisms act at different stages of the sequence of predation and may decrease the individual risk of being attacked by a predator (Inman and Krebs, 1987). First, before the attack, it is possible to observe an encounter effect, where the probability of detecting a colony by a predator does not increase proportionally to the increase in the number of individuals in the group (Hamilton, 1971; Inman and Krebs, 1987). Second, once the colony has been detected, it is possible to observe a dilution effect, in which the probability for an individual of being attacked by a predator decreases with the increase in the number of individuals in the colony (Inman and Krebs, 1987).

These defensive strategies have been observed within aphid populations (Turchin and Kareiva, 1989). Aphids are small plant-sucking insects that live in groups on a variety of plant species (Dixon, 1997). These pests are exploited by a guild of specialist and generalist predators such as Coccinellidae, Anthocoridae, Chrysopidae and Syrphidae (Minks and

Harrewjin, 1988). For example, Turchin and Kareiva (1989) showed, under field conditions, that *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville (Coleoptera: Coccinellidae) exhibited both strong numerical and functional responses to aphid colonies. However, the probability of an individual being killed within colonies was reduced through a dilution effect.

The predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae) is an aphidophagous predator which acts as a furtive predator living close to its prey (without generating defensive behaviors) (Lucas and Brodeur, 1999; 2001). The predatory midge is known to attack more than 60 aphid species (Harris, 1973) using its specialized mouthparts to pierce the aphid integument, and then sucking the aphid's body fluids. However, some characteristics of the prey species, such as its limited mobility, its small size and its specificity to a food source contribute to its vulnerability to intraguild predators (predators who feeds on another predatory species within the same guild) (Lucas *et al.*, 1998). Under laboratory conditions, *A. aphidimyza* was highly vulnerable to intraguild predation where the ladybeetle, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae) and the lacewing *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae), killed 70-80% of its eggs and larvae (Lucas *et al.*, 1998). However, in the same study, the intensity of intraguild predation was lower at a higher aphid density. In fact, living close to its prey allows this predator to take advantage of some defensive mechanisms related to the gregarious habit of aphids and enhances its probability of survival.

The dilution effect has been tested in the laboratory by Lucas and Brodeur (2001), with the furtive predator *A. aphidimyza* in the presence of an active predator *C. rufilabris*. The study first showed that the predatory midge displays effective furtive hunting behaviors, generating almost no defensive reactions by aphids. Furthermore, they observed a lower predation rate on the predatory midge by the second instar of *C. rufilabris* within large colonies compare to small ones, which means that *A. aphidimyza* larvae benefits from a dilution effect. This was the demonstration of an adaptive defense strategy for a furtive predator. However, the dilution effect can be negated if there were an increase in the number of attacks on large groups by intraguild predators compared to small ones (Turner and Pitcher, 1986; Wrona and Dixon, 1991; Uetz and Hieber, 1994). Consequently, to observe a decrease in individual risk

of predation (for aphids and the predatory midge), dilution effect has to operate in the presence of an encounter effect, where the probability of detecting a colony by a predator does not increase proportionately to the increase in the number of individuals in the group (Inman and Krebs, 1987). In absence of one of these two mechanisms (dilution and encounter) the predatory midge may be more exposed to intraguild predators. It is therefore important to test for both effects with the furtive species *A. aphidimyza*.

In the present study, the presence of an encounter effect for a furtive predator was tested in a natural open ecosystem. We postulated that the predatory midge will benefit from an encounter effect against intraguild predators within large colonies compared to small ones. To test this hypothesis the encounter rate between aphidophagous predators (intraguild predators of the midge including furtive predators) and aphid colonies of two different colony sizes, was evaluated in situ. We first predicted that the presence of the predatory midge (intraguild prey) within colonies will not increase the encounter rate with intraguild predators. Secondly, we predicted that despite a higher encounter rate between aphid colonies and intraguild predators in larger colonies, this increase will not be proportional to the increase of the number of individuals within colonies. Thus, the individual encounter risk will be lower for an individual located within large colonies compared to small ones.

3.4 Material and methods

Study site

Our research was conducted on Saint-Bernard Island (45° 23' N, 73° 45' O), a protected area at 30 km south-west of Montreal (Quebec, Canada). This territory of 250 hectares includes many different types of ecosystems. The study was conducted in the wild meadow ecosystem which represents approximately one third of the territory. The dominant vegetation of this ecosystem is composed by the following species: *Asclepias syriaca* L. (Asclepiadaceae), *Solidago canadensis* L. (Asteraceae), *Crataegus* spp. L. (Rosaceae), *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae), *Achillea millefolium* L. (Asteraceae), *Vicia cracca* L. (Fabaceae), *Linaria vulgaris* Miller (Scrophulariaceae), *Brassica kaber* (DeCandolle) (Brassicaceae), *Rhus typhina* L. (Anacardiaceae), *Vitis riparia* Michx (Vitaceae), *Cirsium arvense* L. Scopoli

(Asteraceae) and *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae) (Héritage Saint-Bernard, 2004).

Species

The survey was conducted in the beginning of August mainly on *S. canadensis* (goldenrods) infested by aphids (Hemiptera: Aphididae). This plant species was selected because it is very common summer long. Furthermore, *Uroleucon caligatum* (Richards), a large, red aphid species is commonly found on this plant and was the extraguild prey in our biological system. The intraguild prey *A. aphidimyza*, was naturally present on goldenrods but the species has been also reared in the laboratory and used when there were not enough wild-caught individuals. These predatory midges were purchased from Plant Products (Montréal, Québec, Canada) and reared on the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera: Aphididae) at 23°C, 60–70% relative humidity, under a 16L:8D. Finally, the intraguild predators (Chrysopidae, Syrphidae, Anthocoridae and Coccinellidae) were naturally present in the natural ecosystem.

Sampling

The presence of intraguild predators was observed on goldenrod plants infested with aphids with respect of aphids abundance and the presence of predatory midges within colonies. Plants of similar height were first selected within the same sector based on aphid density: small colonies (15 to 50) and large colonies (200 to 500). These two categories were selected based on the mean number of aphids found on infested goldenrods and to reflect a substantial difference in the number of aphids. Furthermore, the absence or presence of predatory midges within colonies was tested for the two aphid densities selected, for a total to six different treatments; 1) no midges in small colonies, 2) no midges in large colonies, 3) one midge in small colonies, 4) one midge in large colonies, 5) several (four and more) midges in small colonies and 6) several (four and more) midges in large colonies. The number of predatory midges has been chosen taking into account the difficulty of successful introductions of many larvae in aphid colonies.

One hour before the experiment, goldenrod plants were standardized by the removal or addition of midges within colonies. Predatory midges naturally present on goldenrods were

used and also individuals reared in the laboratory. Midge larvae were selected based on size as it is sometime difficult to determine the larval stage (Lucas *et al.*, 1998). Larvae of 2 to 2.5 mm were selected (from laboratory or found directly on field) corresponding to medium to large size of larvae (Minks and Harrewjin, 1988). Just before the beginning of the experiment, all intraguild predators present on the plants were removed. In order to cover an important part of the activity period of predators, sampling was conducted over a period of 24 hours: an enumeration once each hour between 10 am to 6 pm plus one counting 24 hours after the beginning of the experiment (Pfannenstiel and Yeargan, 2002; Latham and Muller, 2009). Every hour, each goldenrod plant was inspected in order to identify the number of intraguild predator species present. After each count, all predators were removed to avoid to double count of the same individuals. Each of the six different treatments was repeated 24 times.

Statistical analyzes

To compare different treatments, an encounter rate was calculated as the average number of encounters between intraguild predators and aphids colonies, per unit time (over a period of 24 hours). As the data were not normally distributed the two effects (presence of a midge within colonies and aphid density) were tested separately. The encounter rate regarding the presence or absence of a midge within colony was first tested. Then, we tested the encounter rate for different colony sizes in order to determine if the furtive predator may benefit from the encounter effect.

Encounter rate and midge presence: A randomisation test was used to test the hypothesis that the number of gall midges in a colony influenced the number of intraguild predators which found the colony. We tested the null hypothesis that all colonies would attract the same number of predators, regardless of midge abundance, by randomly assigning the number of predators found in colonies in the field to colonies of various sizes with equal probability. We repeated the randomisation 100,000 times. The probability that the results observed in the field were the result of equal encounter rate independent of midge presence was then the number of simulations with results equal to or more extreme than those observed in the field.

Encounter rate and colony sizes: The non-parametric Wilcoxon Mann-Whitney test was used to compare encounter rates between the two different aphid densities. Furthermore, the relative proportion of different predator species between the two different colony sizes was tested with a contingency table (G test). These tests were performed with JMP 7.0.1 (SAS Institute, 2007).

Encounter effect: To test for the presence of an encounter effect, a regression analysis was performed to first verify the existence of a relationship between the encounter rate and aphid density. Then we compared the slope obtained with a theoretical slope of 1, which represents the limit below which we can observe an encounter effect (the increase of the encounter rate is not proportional to the increase in the number of individuals within the group). If there is an encounter effect, the predicted slope will be significantly different from the observed one (outside the confidence limits). The regression was performed on a double logarithmic plot (Treherne et Foster, 1982; Morgan et Godin, 1985). A constant (0.5) was added to the encounter rate before the log transformation because of the presence of 0 values. This regression model analysis was performed with SPSS 18 (PASW Statistics 2009).

3.5 Results

Encounter rate and midge presence: Within small colonies, an average of 0.50 ± 0.13 predators encountered colonies with no midges over 24hr of sampling period (a total of 12 predators for 24 colonies observed), an average of 0.88 ± 0.34 predators encountered colonies with one midge (a total of 21 predators for 24 colonies observed) and an average of 0.79 ± 0.28 predators have encountered colonies with four and more midges (a total of 19 predators for 24 colonies observed) (Figure 3.1). In the low density colonies 7349 of 100,000 randomisations produced 12 or fewer predators in 24 colonies. Thus the probability that the encounter rates were independent of midge presence was 0.073.

Within large colonies, an average of 2.75 ± 0.52 predators encountered colonies with no midges over 24hr of sampling (a total of 66 predators for 24 colonies observed), an average of 2.58 ± 0.49 predators encountered colonies with one midge (a total of 62 predators for 24 colonies observed) and an average of 3.62 ± 0.54 predators have encountered colonies with four and more midges (a total of 87 predators for 24 colonies observed) (Figure 3.1). In the

high density colonies the probability was 0.017 (1692 out of 100000 randomisations produced colonies with 87 or more intraguild predators) suggesting that midge presence did attract intraguild predators.

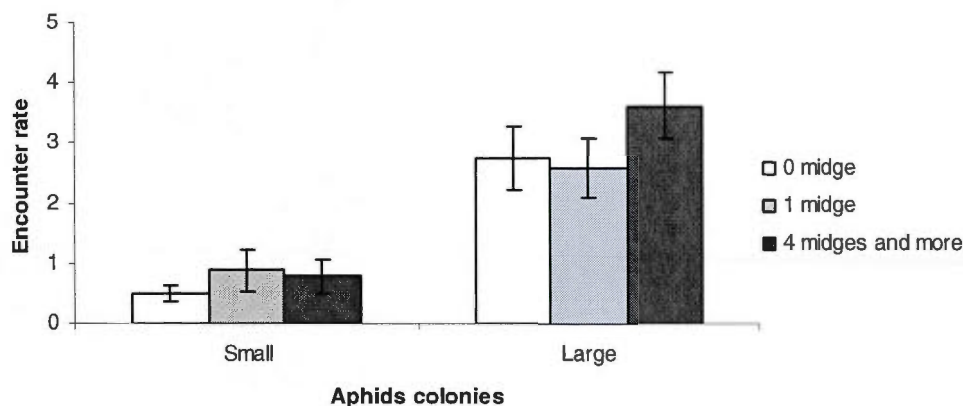


Figure 3.1. Encounter rate (mean \pm SE) between intraguild predators and aphids colonies according the absence or the presence of one midge or four midges and more, in two different colony sizes (small and large).

Encounter rate and colony sizes: An average of 0.72 ± 0.11 predators encountered small colonies over 24hr of sampling (a total of 52 predators for 72 colonies observed) and an average of 2.98 ± 0.26 of predators encountered large colonies over 24hr of sampling (a total of 215 predators for 72 colonies observed) (Figure 3.2a). When comparing the abundance of predators between the two colony sizes, a significant difference was detected (Wilcoxon Mann-Whitney test: $Z = -6.79$; $n = 72$; $p < 0.0001$).

The relative abundance of predatory species has also been observed for the two sizes of colony (Figure 3.2b). Within small colonies, Hemipteran predators (Anthocoridae, Phymatidae, and Pentatomidae) were the most abundant type of aphidophagous predators with 60% of the assemblage, followed by Coccinellidae (29% of the assemblage). Other predator groups were less abundant: Chrysopidae (2%), Syrphidae (3.5%), Araneae (3.5%) and Dolichopodidae (2%). Within large colonies, Coccinellidae was the most abundant group of aphidophagous predators forming 48% of the assemblage, followed by Hemipteran predators (40% of the assemblage). Other predator species were less abundant: Chrysopidae (4%), Syrphidae (3.5%), Dolichopodidae (3%) and Araneae (1.5%). Even if the relative

proportion of the different groups within the predator assemblage did not differ significantly between small and large colonies (G_5 test: $G = 10.69$; $p = 0.0578$), a strong tendency can be observed. Furthermore, when comparing each group of insects separately between the two colony sizes, the number of Coccinellidae (Wilcoxon Mann-Whitney test: $Z = -6.04$; $n = 72$; $p < 0.0001$) and Hemipteran predators (Wilcoxon Mann-Whitney test: $Z = -2.96$; $n = 72$; $p = 0.0031$) were significantly different, where large colonies attracted more predators.

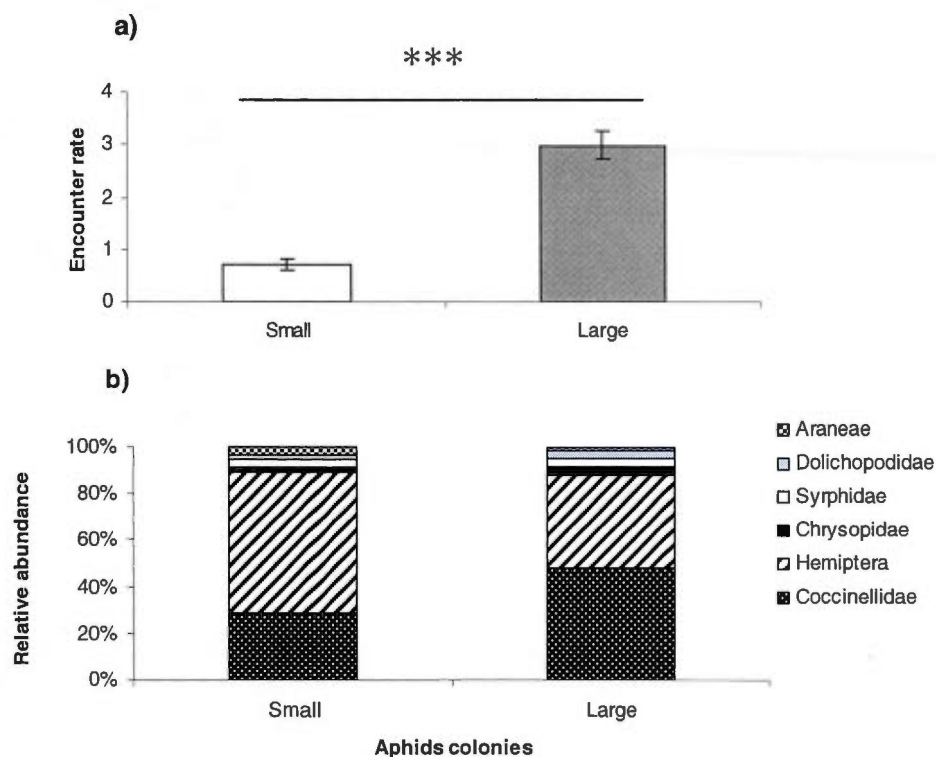


Figure 3.2. Aphidophagous predator species found on different colony sizes (small and large) a) Encounter rate (mean \pm SE) between intraguild predators and aphids colonies b) Relative abundance of different aphidophagous predator species. Note: * indicates $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Encounter effect: A significant relationship was observed between the encounter rate and aphid density ($F_{143} = 68.83$; $p < 0.0001$) (solid line) (Figure 3.3). The observed fitted regression slope (continuous line), is 0.43 (0.32-0.53) (95% confidence limits), significantly different from the expected slope of 1 (dotted line) assuming no encounter effect (the encounter rate increase proportionally to the increase of the group size).

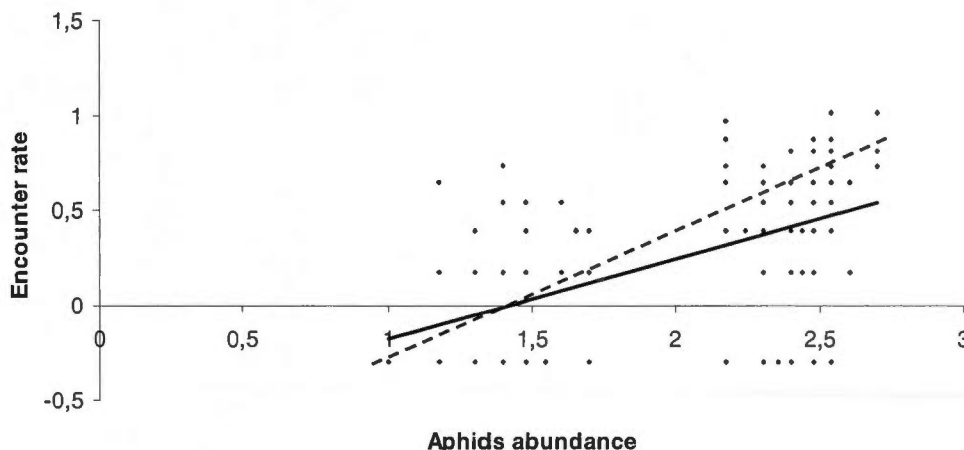


Figure 3.3. Regression analysis: encounter rate between intraguild predators and colonies as a function of aphid density. The observed slope (solid line) is 0.43 (0.32-0.53) (95% confidence limits). The dotted line represents the expected slope of 1, assuming no encounter effect.

3.6 Discussion

The results of this experiment indicate that the predatory midge *A. aphidimyza* benefits from an encounter effect related to the presence of its preys (aphids), against intraguild predators. The encounter rate increased for large colonies according the midge presence and colony size. However, we confirmed the prediction that the encounter rate between aphid colonies and intraguild predators will not increase proportionately to the increase in the number of aphid individuals.

In large colonies, the presence of the predatory midge (intraguild prey) within aphid colonies increased significantly the encounter rate between colonies and intraguild predators. In fact, the morphology of the predatory midge is quite different from aphids (vermiform and orange colored). However the visual detection of the midge by an intraguild predator, especially for flying insects, could be relatively difficult as the small predatory midges often cover themselves with aphid exuvia and dead or paralyzed aphids. This may act as camouflage against intraguild predators (Lucas and Brodeur, 2001). This type of behavior has been also

observed with the larvae of several lacewing species such as *Chrysopa slossonae* Banks (Neuroptera: Chrysopidae) which prey upon the woolly alder aphid *Prociphilus tessellatus* (Fitch) (Hemiptera: Aphididae) and cover themselves with the waxy material from the bodies of the aphids and apply it to their own back, as a protection against ants (Eisner *et al.*, 1978; Milbrath *et al.*, 1993). Besides visual detection, intraguild predators may also detect their prey by olfactory cues. There is little information about kairomones associated to *A. aphidimyza* presence or activity. However, larvae of the predatory midge produce an oviposition-detering pheromone that deters aphidophagous predators such as Chrysopidae and Coccinellidae females from ovipositing on aphid infested plants (Ruzicka and Havelka, 1998). In the present study, it may be possible that these pheromones may have influenced active-searching predator recruitment for large colonies. Nevertheless, no differences have been detected for small colonies. Other studies will be required to confirm that midge presence within aphid colonies influence encounter rate with predators.

The encounter rate between aphids colonies and intraguild predators differed also significantly with the size of the colony, where large colonies attracted more predators. This has been observed previously by Turchin and Kareiva (1989) and Chacon and Heimpel (2010). We also observed that aphid colony size influenced the composition of the guild. Within large colonies the percentage of Coccinellids was higher while the percentage of Hemipteran predators was higher within small colonies. In the literature, Coccinellidae showed a strong numerical response to aphid density (Evans and Youssef, 1992; Elliot and Kieckhefer, 2000), stronger than some Hemipteran families, such as Anthocoridae (Desneux *et al.*, 2006; Costamagna and Landis, 2007; Harwood *et al.*, 2007; Yoo and O'neil, 2009; Rhainds *et al.*, 2010). For example, as a generalist predator, *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) seems to have the ability to suppress aphid population growth more when aphid populations are small (Desneux *et al.*, 2006). Further work should verify whether, the encounter effect occurs at different periods of the season, for example in the spring and in the fall, since the aphidophagous guild composition changes at those times in temperate areas (Dixon *et al.*, 2005). The increase in the encounter rate for large colonies was lower than the rate of increase of the number of aphids within colonies, indicating the presence of an encounter effect. Previous work by Lucas and Brodeur (2001), demonstrated

in the laboratory, the presence of a dilution effect generated by aphids and protecting the predatory midge against intraguild predation. However, to effectively reduce the individual risk of capture, such an effect has to be complemented by the presence of an encounter effect evaluated in the field, since strong numerical response of the predatory guild can theoretically cancel the dilution effect (Inman and Krebs, 1987). Therefore, it was crucial to evaluate the encounter effect in a natural open ecosystem where the predatory midge and aphid colonies may be in contact with the entire guild of aphidophagous predators. During this experiment, dilution effect in a natural open ecosystem was also tested. However, it was impossible to exploit the results of the study due to technical difficulties inherent in the system. Difficulties in handling and tracking midges may be part of the problem. However our results combined to the results of Lucas and Brodeur (2001), clearly demonstrate that the furtive midge not only benefits from a dilution effect, but also takes advantage of an encounter effect effective against intraguild predators.

An array of different factors associated with 1) the extraguild prey (aphid), 2) the intraguild prey (furtive predator), 3) the intraguild predators (active-searching predators), and 4) ant (tending aphids), would determine the occurrence and efficiency of an encounter-dilution effect for a predator.

First, the extraguild prey, the aphid species and colony size may affect the potential encounter-dilution effect, by variations in abundance among colonies. Colony size may be determined by a set of factors such as, temperature, host plant quality and aphid species (Dixon *et al.*, 1982). As an example, the species *Uroleucon caligatum* found on goldenrod plants typically occurs in small colonies and its numbers remain relatively the same through time, whereas *Uroleucon nigrotuberculatum* occurs in large colonies and exhibits greater variation in population size Cappucino (1987). Furthermore, aphid behavior will also have an impact on passive defensive mechanisms for a furtive predator. For example, the dropping behaviour of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* in the presence of some predators (*Coccinella septempunctata* and three heteropterans: *Nabis americanoferus*, *Geocoris punctipes* and *Orius insidiosus*) (Losey and Denno, 1998) may eliminate the dilution effect for a furtive predator by reducing the number of individuals within colonies. Age of the colony and of the

aphids will also modulate the response to an active-searching predator attack, older aphids being more mobile than younger ones (unpublished data).

Second, the type of intraguild prey will also determine the occurrence of an encounter-dilution effect. *Aphidoletes aphidimyza*, as a furtive predator, is well protected from predation within aphid colonies. In fact, no specific predators have been reported, no cannibalism occurs and only a few mentions of attacks by parasitoids have been reported for this species (Harris, 1973; Gilkeson *et al.*, 1993). Intraguild predation should then be the main threat for larvae of the species. Then, the predatory midge is known to kill more aphids than necessary and cover themselves with their exuviae which act as camouflage against intraguild predators (Markkula *et al.*, 1985; Lucas and Brodeur, 2001). Other furtive predator species may also benefit of an encounter-dilution effect. The larvae of *Leucopis annulipes* Zetterstedt (Diptera: Chamaemyiidae) is an aphidophagous predator which demonstrate a furtive behavior. Regarding Fréchette *et al.* (2008), aphids observed significantly fewer defensive acts in the presence of *L. annulipes* compare to ladybeetle larvae, an active-searching predator. Furthermore, the furtive behavior of *L. annulipes*, like that of *A. aphidimyza*, had little impact on aphid colony disturbance. Finally, wasting behaviors (when preys are not consumed entirely) have been reported also for *Leucopis* spp. (Gaimari and Turner, 1997).

Third, the intraguild predator species and their characteristics would clearly affect midge survivorship and the presence of an encounter-dilution effect. Larger predators, such as last coccinellid instars would potentially destroy the colony cohesion and be able to reach and kill the furtive predator. In the laboratory, the furtive predator was less subject to predation by the second instar of the active-searching predator *C. rufilabris* within large colonies than within small ones (Lucas and Brodeur, 2001). However, no dilution effect was observed in the presence of third instars of *C. rufilabris*. In this case, the large lacewing larvae dislodged aphids from their feeding sites, thereby eliminating the dilution effect. Thus the presence of an encounter-dilution effect could be determined by the level of disturbance caused by the intraguild predators (Lucas and Brodeur, 2001). It would be interesting to compare the impact of large predators with different predatory behaviors such as syrphid larvae, lacewing larvae and hemipteran predators.

Finally, ants could also affect these two defence mechanisms. Ants are not intraguild predators, but they are frequently found on a variety of plant infested by aphids and may attack aphidophagous predators (Dixon, 1985; Sudd, 1998; Fisher *et al.*, 2001). Their presence may contribute to the decrease of predators near the aphid colonies (Fritz, 1982; Stewart-Jones *et al.*, 2007) and contribute to the presence of an encounter-dilution effect for the furtive predator. However, this can only happen if the furtive predator is not attacked by ants. In the present study, we do not test the ant's presence regarding the encounter-dilution effect. However, no direct interactions were observed between the predatory midge and ants. Many species of ants use visual detection to locate active-searching aphidophagous predators and it is possible that the low-mobility of *A. aphidimyza* allows it not to be detected (Way, 1963; Guénard *et al.*, 2007). Furthermore, predatory species do not induce the release of alarm pheromones from aphids. However, more research regarding the relation between ants and a furtive predator has to be done. Positive associations between ants and the furtive predator were found in some studies (Brown, 2004; Guénard *et al.*, 2007). For example, in a laboratory study, the retention rate of larvae within aphid colonies was higher for the furtive predator compared to an active-searching predator in the presence of ants. However it has been reported that in one case that eggs and larvae of the furtive predator were attacked and dislodged from the plant (Sentis *et al.* 2012).

Aphidoletes aphidimyza is a biological agent used against aphids (Nijveldt, 1988). Some authors support that this species should be used early in treatment to prevent major infestations, since larvae alone don't have the ability to slow the growth of larger aphid colonies (Gardiner and Landis, 2007; Sentis, 2008). In addition, combinations with other natural enemies such as parasitoids (Gotte and Sell, 2002; Harizanova, 1997; Alotaibi, 2008) or aphidophagous predators (Hosseini *et al.*, 2010), may also be required to obtain effective biological control strategies. However, IGP may be observed between predatory species used for biological control (Rosenheim *et al.*, 1995; Hindayana *et al.*, 2001; Gardiner and Landis, 2007; Lucas, 2005). The feeding specificity, small size and low-mobility of the midge are some traits that make it highly susceptible to predation. Nevertheless, there are some examples where the presence of intraguild predators did not decrease the ability of the predatory midge to contribute to the control of aphids. According to Sentis (2008), the

presence of intraguild predators did not affect the impact of an introduction of midge larvae against aphids in orchards. Furthermore, another study shows that the combination of the predatory midge with the hemipteran predator *Orius laevigatus* Fieber in cucumber cultures (Hosseini *et al.*, 2010) did not affect the capacity of both predators to reduce aphid density. Finally, the use of the furtive predator as a single agent to control aphid populations may be questioned. Because this predator is so dependent on its aphid resource, both for nutrition and for defense against intraguild predation, a balance is required, to observe a significant reduction of aphid density.

In conclusion, our results confirm that furtive predators can use the colonial defenses of their prey and benefits from encounter effects against their own predators. Despite very high susceptibility to IGP in laboratory studies (Lucas, 1998), the midge *A. aphidimyza* seems well protected in the field. Our results confirm also the tight link between these furtive predators and their colonial prey, as they provide food and protection against natural enemies.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Deux prédateurs aphidiphages présents au Québec dans un écosystème ouvert, non-perturbé furent particulièrement étudiés dans cette étude. Ces deux espèces utilisent des comportements de prédation uniques envers leurs proies, les pucerons, et interagissent entre eux comme prédateurs intraguildes.

Le premier objectif de l'étude était de décrire l'impact de l'arrivée d'une espèce envahissante sur la structure des guildes aphidiphages. Il s'agit de la coccinelle asiatique, une espèce envahissante en provenance d'Asie, qui seulement 15 ans après son établissement au Québec, fait partie des principales espèces de coccinelles qui dominent différents écosystèmes (Chapitre II). Le deuxième objectif de l'étude était de caractériser une stratégie de défense passive chez un prédateur furtif. Il s'agit de la cécidomyie du puceron, un prédateur aphidiphage furtif qui usurpe les mécanismes de défense de ses proies contre les prédateurs intraguildes (Chapitre III). Les résultats de ces deux différentes expériences ainsi que certaines avenues à suivre pour des recherches futures seront d'abord discutés. Par la suite, les différentes interactions intraguildes qui interviennent entre ces deux espèces seront examinées ainsi que leurs conséquences sur l'ensemble de la guildes aphidiphage.

La dominance de la coccinelle asiatique

Dans le deuxième chapitre, les conséquences des interactions entre différentes espèces de coccinelles aphidiphages présentes en milieu naturel ouvert ont été étudiées. Les résultats obtenus suite à l'étude de différentes populations de coccinelles ont permis d'observer la dominance de la coccinelle asiatique (69% de l'ensemble des coccinelles) et de l'ensemble des espèces exotiques (84% de l'assemblage total des coccinelles) dans un écosystème naturel ouvert. En effet, la coccinelle asiatique a été observée sur l'ensemble des plantes échantillonnées ainsi que sur un grand nombre de plantes infestées de pucerons. À l'été 2009, *Harmonia axyridis* a été particulièrement abondante et plusieurs générations ont été observées au cours de la saison, sur des hôtes différents. Par exemple, au début de l'été, il y avait des centaines de larves de coccinelles asiatiques sur des saules, se nourrissant de larves

de chrysomélidés. Il est clair par la présente étude, que quinze ans après son arrivée dans l'Est du Canada, la coccinelle asiatique est bien établie dans plusieurs types d'écosystèmes ; agricoles (Lucas *et al.*, 2007a), forestiers (Berthiaume *et al.*, 2000) et urbains (Labrie *et al.*, 2008), y compris maintenant certains milieux ouverts, non-perturbés (prairie sauvage). De plus, l'abondance des coccinelles exotiques était plus importante dans la prairie sauvage en comparaison à différents milieux agricoles de l'Est du Canada (54% en verger, 41% en vignoble et 58% en champ de maïs sucré) (Lucas *et al.*, 2007a). En somme, la faible représentation des espèces indigènes ne nous permet pas de confirmer l'hypothèse selon laquelle les écosystèmes naturels représentent des milieux refuges pour les coccinelles indigènes.

La présence marquée des coccinelles envahissantes, et spécialement de la coccinelle asiatique, peut entraîner une certaine compétition avec les espèces de coccinelles qui étaient déjà présentes auparavant (espèces indigènes et autres espèces exotiques), soit par une prédation intragilde (interaction directe entre deux prédateurs qui sont en compétition pour une même source de nourriture) (Yasuda *et al.*, 2004; Snyder *et al.*, 2004; Félix et Soares, 2004; Kajita *et al.*, 2006, Labrie 2006; Cottrell, 2004; Michaud, 2002) ou par une compétition par exploitation (interaction indirecte qui implique la diminution d'une ressource commune par un compétiteur) (Evans et Youssef, 1992; Alyokhin *et al.*, 2004; Evans, 2004). Par exemple, depuis l'arrivée des coccinelles exotiques dans les systèmes agricoles de l'Est du Canada certaines espèces indigènes communes auparavant, ont presque disparu de ces habitats, dont la coccinelle à treize points (*Hippodamia tredecimpunctata tibialis* (Say)) (Lucas *et al.*, 2007a), la coccinelle à deux points (*Adalia bipunctata* (L.)) (Skinner et Domaine, 2010a) et la coccinelle à neuf points (*Coccinella novemnotata* Herbst) (Skinner et Domaine, 2010b). La grande capacité de l'espèce à se nourrir et se reproduire, sous différentes conditions et dans différents habitats, peut en partie expliquer le succès de la coccinelle asiatique et son expansion rapide en Amérique du Nord. Par contre, les limites géographiques de l'expansion possible de cette espèce ne sont pas encore définies. Dans l'Est du Canada, les conditions climatiques et la structure du paysage ne sont généralement pas favorables à l'hibernation de la coccinelle asiatique. Toutefois, la présence d'habitations a permis à l'espèce une expansion vers le nord, car celles-ci représentaient des abris contre les

températures froides (Labrie *et al.*, 2008). Il est possible de postuler que le 50° parallèle pourrait constituer une limite nordique au Canada pour cette espèce, puisque au-dessus de cette limite, les villes sont rares et éloignées les unes des autres et la présence d'habitations isolées est relativement rare. En somme, des suivis sur de longues périodes sont nécessaires en milieu agricole et dans d'autres écosystèmes afin de suivre la progression de la coccinelle asiatique et de mesurer son impact sur les autres espèces de coccinelles ainsi que sur l'ensemble de la guildes aphidiphage.

Les mécanismes de défense passive chez la cécidomyie du puceron

Effet de rencontre

Dans le troisième chapitre, les interactions entre une larve de cécidomyie du puceron (*A. aphidimyza*) et différentes espèces de prédateurs aphidiphages ont été étudiées. Plus précisément, la présence d'un effet de rencontre bénéficiant à un prédateur furtif contre les prédateurs intraguildes fut démontrée. L'effet de dilution avait déjà été testé et démontré en laboratoire pour cette même espèce (Lucas et Brodeur, 2001). Par contre, afin de retirer tous les bénéfices de l'agrégation face à un prédateur, l'effet de rencontre et l'effet de dilution doivent être présents de façon simultanée. Cette étude revêtait donc une grande importance afin de confirmer la présence de différents comportements de défense passive chez un prédateur furtif.

Premièrement, dans notre expérience la taille des colonies a affecté le taux de rencontre entre les colonies et les prédateurs aphidiphages, ainsi que la composition de la guildes. La proportion d'Hémiptères a été supérieure dans les petites colonies, tandis que le pourcentage de coccinelles a été supérieur dans les grandes colonies. Parmi l'ensemble des coccinelles observées, la coccinelle asiatique était fortement représentée (86% dans les petites colonies et 88% dans les grandes). Dans la littérature, les Coccinellidae démontrent en général une forte réponse numérique en regard de la densité de pucerons (Evans et Youssef, 1992; Elliot et Kieckhefer, 2000), plus forte que certaines familles d'Hémiptères comme les Anthocoridae (Desneux *et al.*, 2006; Costamagna et Landis, 2007; Harwood *et al.*, 2007; Yoo et O'neil,

2009; Rhainds *et al.*, 2010). Par exemple, *O. insidiosus*, un prédateur généraliste, semble avoir une meilleure capacité à stopper la croissance des populations de pucerons lorsque que celles-ci sont à faible densité (Desneux *et al.*, 2006). Pour de futures recherches, l'effet de rencontre devra être confirmé à différentes périodes de l'année, par exemple au printemps et en automne, car des changements importants peuvent s'observer dans la composition des guildes aphidiphages, dans les zones tempérées (Dixon *et al.*, 2005).

Deuxièmement, la présence de la cécidomyie dans les colonies de grandes tailles a également influencé le taux de rencontre entre les colonies et les prédateurs aphidiphages. Par contre, l'augmentation du taux de rencontre pour les colonies de grandes tailles comparativement aux plus petites, était non proportionnelle à l'augmentation du nombre d'individus à l'intérieur des colonies, confirmant l'observation d'un effet de rencontre. Il s'agit donc de la confirmation que si un effet dilution (testé par Lucas et Brodeur, 2001) s'ajoute à l'effet de rencontre ici observé, la cécidomyie du puceron peut être davantage protégée contre les prédateurs intraguildes dans les grandes colonies comparativement aux plus petites.

D'autres recherches sont encore nécessaires afin d'approfondir le niveau de connaissances sur les mécanismes de défense passive de groupe utilisés par un prédateur furtif. Par exemple, l'étude de l'effet de dilution en milieu naturel ainsi que l'effet de la horde égoïste. Des expériences préliminaires réalisées sur ces deux autres mécanismes, seront présentées dans les sections suivantes.

Effet de dilution en milieu naturel

Au cours de l'été 2010, un autre mécanisme de défense passive de groupe a été testé chez un prédateur furtif. Il s'agit de l'effet de dilution (la probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue avec l'augmentation du nombre d'individus dans la colonie). L'objectif de ce travail était de déterminer la présence simultanée des deux effets en nature. Une étude réalisée en laboratoire a déjà permis à Lucas et Brodeur (2001) de confirmer l'existence d'un effet de dilution, bénéficiant à la cécidomyie du puceron présente dans les colonies de pucerons de grandes tailles. Lors de cette expérience, un prédateur aphidiphage (*C. rufilabris*) a été mis en contact avec des colonies de pucerons de différentes

tailles abritant une larve de cécidomyie du puceron. Le taux de prédation de *C. rufilabris* sur la larve de cécidomyie a été ensuite mesuré pour les différentes tailles de colonie. Un taux de prédation plus faible a été observé auprès des larves de cécidomyie présentes dans les grandes colonies de pucerons comparativement aux plus petites, confirmant la présence d'un effet de dilution.

Par contre, cette expérience n'avait jamais été réalisée en milieu naturel dû à la difficulté d'observer les comportements de prédation (interactions entre la cécidomyie et les prédateurs) en milieu non contrôlé. Effectivement, la petite taille du prédateur furtif permet seulement une observation à très courte distance, ce qui peut affecter la visite des prédateurs dans les colonies. Une façon indirecte de valider l'effet de dilution a été choisie dans le cadre de cette expérience, soit de comparer le taux de survie de la cécidomyie à l'intérieur de grandes et de petites colonies de pucerons exposées à des prédateurs, en milieu naturel. L'hypothèse émise était que la cécidomyie du puceron bénéficie d'un effet de dilution qui la protège de la prédation intragilde dans les colonies de pucerons de grandes tailles comparativement aux colonies de petites tailles. Nous avons prédit que le taux de survie de la cécidomyie du puceron serait plus élevé dans les colonies de 200 pucerons et plus comparativement aux colonies de moins de 50 pucerons.

Plus spécifiquement, des plants de verge d'or semblables en hauteur ont été sélectionnés dans un même secteur et selon deux densités de pucerons différentes : petites colonies (50 pucerons et moins) et grandes colonies (200 pucerons et plus). Avant le début de l'expérience, le nombre de cécidomyies présentes dans les colonies a été contrôlé pour chaque plant. Des plants témoins (plants recouverts d'une mousseline) ont également été utilisés afin de tester le taux de survie de la cécidomyie en l'absence d'exposition à des prédateurs, dans les deux tailles de colonies de pucerons. Les prédateurs déjà présents sur les plants ont également été retirés avant le début de l'expérience. La prise de donnée s'est déroulée sur une période de 8 heures consécutives (10h à 18h). L'observation de la présence ou l'absence des cécidomyies (taux de survie), s'est effectuée à chaque deux heures en inspectant les plants sélectionnés. Une prise de donnée a également eu lieu 24h et 48h après le début de l'expérience. Les deux traitements exposés aux prédateurs (plants exposés avec petites colonies et plants exposés avec grandes colonies) ainsi que les traitements témoins

avec mousseline (plants couverts avec petites colonies et plants couverts avec grandes colonies) ont été répétés à 15 reprises.

Il a été impossible d'exploiter les résultats de l'étude en raison de difficultés techniques inhérentes au système. Des difficultés dans la manipulation et le repérage des cécidomyies sur les plants peuvent notamment être à l'origine du problème.

Premièrement, la manipulation des cécidomyies est délicate et l'introduction de celles-ci à l'intérieur des colonies existantes peut être parfois difficile. C'est pour cette raison que l'expérience s'est limitée à l'implantation d'une seule cécidomyie par plant. Pour ce faire, un certain laps de temps était requis afin de que les cécidomyies puissent bien s'implanter dans les colonies. Par contre, il n'était pas rare que celles-ci tombent peu de temps après l'implantation, par l'action du vent ou simplement parce qu'elles étaient mal positionnées. Il n'est donc pas écarté que l'absence de certaines cécidomyies introduites soient dû au fait qu'elles soient tombées des plants de verge d'or. De plus, l'utilisation de mousselines a pu également contribuer au déplacement des cécidomyies. Effectivement, à quelques reprises des pucerons ainsi que des cécidomyies se sont retrouvés sur la paroi intérieure de la mousseline. Finalement, il est également possible que certaines larves, parvenues à maturité, aient migrées vers le sol afin d'amorcer leur pupaison. Des tailles semblables de larves de cécidomyies étaient sélectionnées au départ, mais l'identification exacte du stade larvaire demeure difficile à évaluer pour cette espèce (Lucas *et al.*, 1998).

Deuxièmement, le repérage des cécidomyies au cours de l'expérience a pu également être source de biais. Les colonies de pucerons du genre *Uroleucon* présentes sur la verge d'or sont disposées tout autour de la tige et des rameaux, dans la partie supérieure de la plante. De plus, ces pucerons de couleur rouge, sont de grande taille et assez actifs. Conséquemment, des erreurs de repérage ont pu se produire au cours de l'expérience, surtout dans le cas des grandes colonies de pucerons. Une inspection rigoureuse des plants a été effectuée à chaque fois, mais la petite taille de la cécidomyie demeure une grande difficulté pour son observation.

Finalement, la durée de l'expérience (48h) ne permettait pas de distinguer les témoins des traitements expérimentaux. Pour espérer mesurer un effet sur la survie des cécidomyies, il aurait fallu suivre des individus depuis le stade œuf jusqu'à la pupaison, ce qui était logistiquement impossible (temps requis, difficulté à localiser les larves néonates,...). En résumé, les résultats obtenus n'étaient pas valides et c'est pour cette raison qu'ils n'ont pas fait l'objet d'un chapitre spécifique dans ce mémoire. D'autres tests, avec une méthodologie différente devraient être effectués afin de tester la présence d'un effet de dilution bénéficiant à un prédateur furtif, en milieu naturel. Par exemple, la mesure du taux de survie en fonction de plusieurs cécidomyies par plant aurait pu diminuer la marge d'erreur et favoriser l'utilisation de différentes analyses statistiques, notamment des tests sur des moyennes.

Effet de la horde égoïste

L'effet de la horde égoïste (la probabilité pour un individu donné d'être attaqué par un prédateur diminue lorsque cet individu se positionne au centre de la colonie plutôt qu'à la périphérie du groupe) reste également à être validé en présence d'un prédateur furtif. Des expériences menées en laboratoire ont tout de même déjà permis d'obtenir de premières observations dans un système où la larve de cécidomyie était mise en contact avec deux prédateurs intraguïdes (larve de coccinelle et de chrysope) (Lucas *et al.*, données non-publiées). La cécidomyie du puceron fut plus souvent observée dans la zone centrale de la colonie de pucerons comparativement à la zone périphérique. De plus, les attaques provenant de deux prédateurs actifs étaient dirigées davantage vers les individus (pucerons et prédateur furtif) localisés à la périphérie de la colonie contrairement à ceux positionnés au centre. Les résultats confirmèrent l'utilisation de ce mécanisme de défense passive (effet de la horde égoïste) chez les pucerons. Par contre, de plus amples recherches sont nécessaires afin de vérifier si *A. aphidimyza* en bénéficie également.

Apports pour la lutte biologique

Plusieurs études ont démontré une certaine efficacité d'*A. aphidimyza* comme agent de lutte biologique contre les pucerons, notamment en verger (Hagley, 1989; Sentis, 2008), en champ (Meadow *et al.*, 1985; Lucas et Brodeur, 1999) et en serre (Gotte et Sell, 2002). On l'utilise particulièrement pour lutter contre les pucerons dans les cultures du chou, de la pomme de

terre, des pommes, des bleuets et de certaines fleurs ornementales (Bouchard et Tourneur, 1981). Cependant selon certains auteurs, *A. aphidimyza* devrait être utilisé au début de l'infestation comme un moyen de prévenir les grandes infestations de pucerons car les larves à elles seules n'ont pas la capacité de freiner l'accroissement de très grandes colonies (Gardiner et Landis, 2007; Sentis, 2008). Toutefois, il est possible de pallier à ce problème en augmentant la densité des lâchers d'*A. aphidimyza* ou en combinant son utilisation avec des parasitoïdes (Gotte et Sell, 2002; Harizanova, 1997; Alotaibi, 2008). Par exemple, dans la lutte contre le puceron vert du pommier (*Aphis pomi* De Geer), des lâchers inoculatifs d'*A. aphidimyza* ont été effectués en verger. Les résultats obtenus démontrèrent qu'une grande quantité de larves de cécidomyie permet de contribuer à la diminution des populations de pucerons (Sentis, 2008).

Plusieurs caractéristiques de l'espèce participent à son succès de prédation : la spécificité de son alimentation, l'utilisation d'une substance toxique pour tuer instantanément ses proies, l'utilisation de déplacements furtifs, une résistance aux pesticides (Nijveld, 1988), la migration des adultes sur d'autres plants infestés et l'hibernation des individus au pied des plants (Alotaibi, 2008). Cependant, il est vrai que la petite taille et la faible mobilité de la cécidomyie, la rend très vulnérable à la prédation (Lucas *et al.*, 1998).

L'étude des mécanismes de défense passive utilisés par *A. aphidimyza* permet justement de connaître davantage les interactions intraguilles entre cette espèce et les autres prédateurs, et ainsi mieux définir son utilisation comme agent de lutte biologique. Dans notre étude, l'observation de la présence d'un effet de rencontre qui protège la cécidomyie du puceron dans les grandes colonies comparativement aux plus petites, nous confirme qu'il est possible d'envisager des programmes de lutte biologique combinés qui intégreraient la présence du prédateur furtif et d'autres prédateurs aphidiphages. Par exemple, dans une étude récente réalisée en culture du concombre, le prédateur furtif fut utilisé en combinaison avec l'espèce *O. laevigatus* (Hosseini *et al.*, 2010). Dans ce cas précis, la présence de la punaise n'a pas nuit à la capacité du prédateur furtif à contribuer à la suppression des pucerons.

D'autres prédateurs furtifs pourraient également bénéficier de la présence de mécanismes de défense passive et être utilisés comme agent de lutte biologique. Comme par exemple l'espèce *L. annulipes*, un prédateur aphidiphage qui démontre également des comportements furtifs. Fréchette *et al.* (2008) ont observé que les pucerons agissaient beaucoup moins défensivement en présence de *L. annulipes* comparativement à une larve de coccinelle, considérée comme un prédateur actif. De plus, le comportement furtif de *L. annulipes* s'est avéré semblable à celui d'*A. aphidimyza*, provoquant qu'un très faible impact sur le comportement des pucerons.

Les interactions intraguildes entre les deux espèces au sein de la guildes aphidiphage

Au chapitre II et III, deux prédateurs aphidiphages qui possèdent des comportements de prédation uniques ont été étudiés. La coccinelle asiatique, par sa grande taille, sa voracité et sa bonne capacité de recherche, est un excellent prédateur intragilde (Labrie *et al.*, 2006; Soares *et al.*, 2007; Pell *et al.*, 2007). La cécidomyie du puceron, quant à elle, utilise de lents mouvements d'approche qui ne provoquent pas de réactions de défense chez les pucerons (Lucas et Brodeur, 1998). Aussi, en tant que prédateur furtif, cette espèce usurpe les mécanismes de défense coloniale de ses proies contre les prédateurs intraguildes (Lucas et Brodeur, 2001).

Ces deux prédateurs aphidiphages représentent respectivement les espèces d'insectes les plus communes au Québec de prédateur actif (Lucas *et al.*, 2007) et furtif (Fréchette *et al.*, 2008) et peuvent interagir ensemble à un niveau horizontal du réseau trophique où la cécidomyie du puceron devient la proie intragilde de la coccinelle asiatique (prédateur intragilde) (Figure 1). Des études réalisées en laboratoire ont justement démontré la vulnérabilité du prédateur furtif en présence de la coccinelle maculée (*C. maculata*) (Lucas *et al.*, 1998) ainsi que de la coccinelle asiatique (Voynaoud, 2008). Dans le cas de la coccinelle asiatique, des effets directs et indirects sur le prédateur furtif ont été observés, soit la présence d'IGP (58% de taux de mortalité des larves sur une période de huit heures), et également une réduction importante des pucerons (plus de 80%) compromettant l'alimentation et la protection d'*A. aphidimyza*.

(Voynaoud, 2008). Ces interactions intraguildes entre deux espèces peuvent avoir des impacts importants sur le contrôle biologique des pucerons (effets positifs, négatifs ou neutres). En effet, Brown (2003) a comparé la présence des prédateurs aphidiphages avant et après l'introduction d'*H. axyridis* en verger de pommiers. Dans cette étude, il semble que la coccinelle asiatique n'ait pas affecté la présence d'*A. aphidimyza*. En contrepartie, dans une autre étude les deux espèces ont été utilisées pour le contrôle du puceron du soya (*A. glycines*) (Gardiner et Landis, 2007). Lorsque les deux prédateurs étaient présents simultanément, la coccinelle asiatique a agit comme prédateur intragilde auprès de la cécidomyie du puceron. De plus, cette interaction (consommation de la cécidomyie par la coccinelle asiatique) n'a pas diminué l'impact de la coccinelle asiatique sur les populations de pucerons. En effet, selon les auteurs (Gardiner et Landis, 2007), en plus de sa grande efficacité comme agent de lutte biologique, la coccinelle asiatique pourrait contribuer au déclin local des populations de cécidomyie du puceron et d'autres proies intraguildes comme l'espèce de chrysope *C. carnea*.

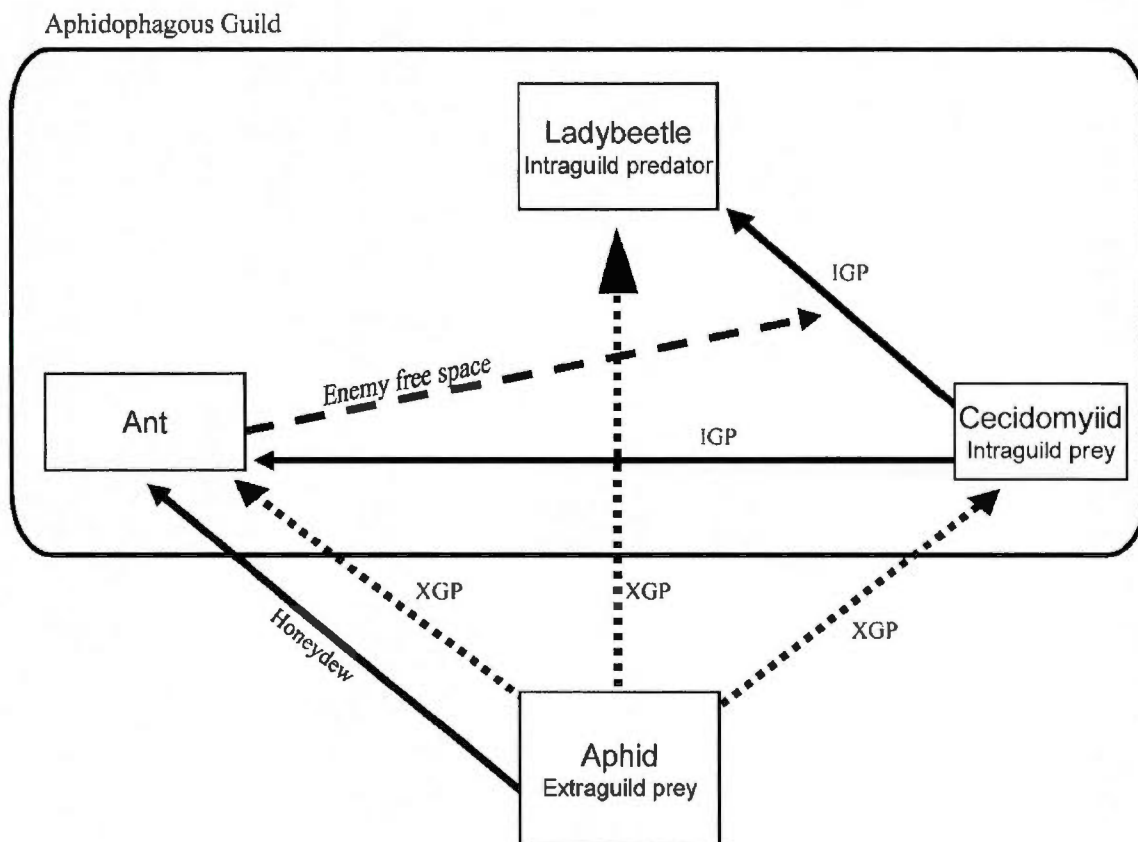


Figure 4. Exemple d'une guildé aphidiphage et des différentes interactions entre les organismes : prédateur intraguild, proie intraguild, proie extraguild et les fourmis qui entretiennent les colonies de pucerons. Les flèches indiquent la direction de l'interaction vers le prédateur. Tirée de Lucas, É. 2005. «Intraguild predation among aphidophagous predators». *European journal of entomology*. vol. 102. p. 351-362.

Les résultats du chapitre II sur la dominance de la coccinelle asiatique en milieu naturel, nous permettent de croire que cette espèce pourrait exercer le même type d'impact en milieu non-perturbé qu'en milieu agricole. Cette espèce pourrait en effet contribuer à la diminution, voire la disparition d'autres espèces, et potentiellement des espèces indigènes. Par exemple, la coccinelle à treize points, la coccinelle à deux points et la coccinelle à neuf points sont maintenant des espèces rares dans la province du Québec depuis l'arrivée de la coccinelle asiatique et d'autres espèces de coccinelles envahissantes. Ces espèces indigènes n'ont d'ailleurs pas été observées dans le milieu naturel étudié durant les deux années d'expérimentation. De plus, la coccinelle asiatique s'attaque aux œufs et aux larves du

papillon monarque (*Danaus plexippus* L.) (Koch *et al.*, 2003), une espèce particulièrement présente dans les milieux ouverts de la province et qui détient un statut d'espèce préoccupante (Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, 2009).

En ce qui concerne la cécidomyie du puceron, il est possible que l'arrivée d'espèces envahissantes en milieux naturels, comme la coccinelle asiatique, diminue de façon importante la densité des pucerons, affectant davantage la vulnérabilité de l'espèce furtive (Voynaud, 2008). Tel que discuté au chapitre III, la cécidomyie du puceron bénéficie d'un effet de dilution et de rencontre dans les grandes colonies de pucerons comparativement aux petites. Une diminution importante des densités de pucerons augmenterait donc le risque individuel de prédation pour le prédateur furtif. Les caractéristiques des prédateurs intraguilides peuvent également affecter la présence de mécanismes de défense passive. De grands prédateurs, comme les derniers stades de la coccinelle asiatique, pourraient potentiellement détruire la cohésion des colonies et atteindre plus facilement le prédateur furtif. Par exemple, aucun effet de dilution n'a été observé en présence du troisième stade larvaire du prédateur actif *C. rufilabris* (Lucas et Brodeur, 2001).

Comme le suggèrent également nos observations, une diminution de la densité des pucerons en milieu naturel pourrait modifier la composition de la guilda aphidiphage et affecter en retour le recrutement des coccinelles. En effet, dans notre étude, les espèces de coccinelles ont répondu en plus grand nombre à de grandes densités de puceron. Conséquemment, certaines espèces indigènes spécialisées pourront être affectées par une baisse de la densité des pucerons. La coccinelle asiatique, en tant que prédateur généraliste, est moins sensible à des fluctuations de densité et peut s'attaquer à d'autres proies lorsque les proies principales sont indisponibles ou rares (Koch et Galvan, 2008). Par exemple, à l'été 2009, différents stades de développement de la coccinelle asiatique ont été retrouvés sur plusieurs supports et s'alimentant de proies diverses, comme des larves de chrysomèles sur des saules. Dans un contexte de lutte biologique, le comportement polyphage de l'espèce lui permet de persister dans un milieu lorsque les ravageurs sont en moins grande quantité. Par contre, en milieu naturel, cette caractéristique peut engendrer des impacts négatifs sur les autres espèces (Koch et Galvan, 2008). Finalement, notons que les proies extraguilides peuvent également être

menacées par l'arrivée d'un prédateur invasif. En effet, des espèces de pucerons indigènes présentes dans des écosystèmes de prairie sont également la proie de la coccinelle asiatique, par exemple l'espèce *Aphis monardae* Oestlund sur la Monarde (*Monarda fistulosa* L.) (Koch et Galvan, 2008) et l'espèce *A. asclepiadis* sur l'Asclépiade commune (Koch et Galvan, 2008; observation personnelle). Ces espèces font partie prenante de la biodiversité locale et leur disparition pourrait avoir des implications sur la dynamique des écosystèmes.

Pour conclure, de manière générale cette étude a permis d'étudier une guildes aphidiphage, liée à une espèce végétale présente dans un écosystème naturel. En effet, très peu de données sont disponibles dans la littérature scientifique concernant les systèmes biologiques présents en milieux ouverts non-perturbés. Les nouvelles informations recueillies sur les pucerons et les prédateurs aphidiphages présents sur la Verge d'or du Canada, une espèce végétale largement répandue au pays, représente donc ici, des données originales qui pourront servir dans un contexte de gestion des milieux naturels. Par exemple, les résultats du chapitre II nous ont démontré la dominance d'une espèce exotique en milieu protégé, pouvant potentiellement contribuer à la disparition de certaines espèces indigènes. Finalement, les résultats de l'expérience du chapitre III, apportent de nouvelles connaissances sur des espèces furtives et des mécanismes de défense passive peu connus jusqu'à maintenant et qui pourront avoir une incidence à un niveau appliqué dans le domaine de la lutte biologique. Cette expérience constitue une avancée importante par la confirmation de l'hypothèse selon laquelle les prédateurs furtifs peuvent usurper les défenses coloniales de leurs proies et prendre avantage de l'effet combiné de dilution et de rencontre contre les prédateurs intraguilides.

BIBLIOGRAPHIE

- Alhmedi, A., É. Haubruge et F. Francis. 2010. «Intraguild interactions implicating envahissante species: *Harmonia axyridis* as a model species». *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, vol. 14, no 1, p. 87-201.
- Almohamad, R., F. J. Verheggen et É. Haubruge. 2009. Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, vol. 13, no 3, p. 467-481.
- Alotaibi, S. 2008. «Mass production and utilisation of the predatory midge, *Aphidoletes aphidimyza* Rondani for controlling aphids» *Global Journal of biotechnology and biochemistry*, vol. 3, no 1, p. 1-7.
- Alyokhin, A., et G. Sewell. 2004 «Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species». *Biological Invasions*, vol. 6, no 4, p. 463-471.
- Arnold, J. W. 1971. «Feeding behavior of a predaceous bug (Hemiptera: Nabidae). *Revue canadienne de zoologie*, vol. 49, no 1, p. 131-132.
- Berthiaume, R., C. Hébert et C. Cloutier. 2000. «Predation on *Mindarus abietinus* infesting balsam fir grown as Christmas trees: the impact of coccinellid larval predation with emphasis on *Anatis mali*». *Biological Control*, vol. 45, no 4, p. 425-438.
- Bouchard, D., J. C. Tourneur et R. O. Paradis. 1981. «Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera : Cécidomyiidae) prédateur du puceron du pommier *Aphis pomi* De Geer (Homoptera : Aphididae)». *Annals of the Entomological Society of Quebec*, vol. 26, p. 119-130.
- Brewer, M. J., et Elliott N. C. 2004. «Biological control of cereal aphids in North America and mediating effects of host plant and habitat manipulations». *Annual Review of Entomology*, vol. 49, p. 219-242.
- Brown, M. W., et S. S. Miller. 1998. «Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of Eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*». *Entomological News*, vol. 109, no 2, p. 143-151.
- Brown, M. W. 2003. «Intraguild responses of aphid predators on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*». *Biological control*, vol. 48, no 2, p. 141-153.

- Brown, M. W. 2004. «Role of aphid predator guild in controlling spirea aphid populations on apple in West Virginia, USA». *Biological control*, vol. 29, no 2, p. 189-198.
- Buckley, P. A., et F. G. Buckley. 1972. «Individual egg and chick recognition by adult royal terns (*Sterna maxima maxima*)». *Animal Behaviour*, vol. 20, no 3, p. 457-462.
- Butler, C. D., et R. J. O'Neil. 2006. «Defensive response of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to predation by insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae)». *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 99, no 2, p. 317-320.
- Butler, C. D., et R. J. O'Neil. 2008. «Voracity and prey preference of insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae) for immature stages of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) and soybean thrips (Thysanoptera: Thripidae)». *Environmental Entomology*, vol. 37, no 4, p. 964-972.
- Calvert, W. H., L. E. Hedrick, et L. P. Brower. 1979. «Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): Avian predation at five over-wintering sites in Mexico». *Science*, vol. 204, p. 847-851.
- Cappuccino, N. 1987. «Comparative population dynamics of two Goldenrod aphids: spatial patterns and temporal constancy». *Ecology*, vol. 68, no 6, p. 1634-1646.
- Chambers, R. J. 1988. Syrphidae. In Minks A.K. et Harrewijn P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. Vol. 2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 259-267.
- Chacon, J. M., et G. E. Heimpel. 2010. «Density-dependent intraguild predation of an aphid parasitoid». *Oecologia*, vol. 164, no 1, p. 213-220.
- Childress, M. J., et M. A. Lung. 2003. «Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics?». *Animal behavior*, vol. 66, no 2, p. 389-398.
- Coderre, D., Lucas É., et Gagné I. 1995. «The occurrence of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Canada». *The Canadian entomologist*, vol. 127, no 4, p. 609-611.
- Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC). Gouvernement du Canada. 7 avril 2009. http://www.cosewic.gc.ca/fra/sct1/SearchResult_f.cfm
- Couturier, G. 1973. *Études éthologique et biocoenotique du peuplement d'insectes dans un verger naturel*. Université du Wisconsin. O.R.S.T.O.M. 96 p.
- Costamagna, A. C., et D. A. Landis. 2007. «Quantifying predation on soybean aphid through direct field observations». *Biological control*, vol. 42, no 1, p. 16-24.

- Costamagna, A. C., D. A. Landis et M. J. Brewera. 2008. «The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression». *Biological control*, vol. 45, no 3, p. 368-379.
- Cottrell, T. E., et K. V. Yeargan. 1998. «Intraguild predation between an introduced lady beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), and a native lady beetle, *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae)». *Journal of the Kansas Entomological Society. Soc.*, vol. 71, no 2, p. 159-163.
- Danchin, E., et R. H. Wagner. 1997. «The evolution of coloniality: The emergence of new perspectives». *Trends in ecology & evolution*, vol. 12, no 9, p. 342-347.
- Davis, M. A., et K. Thompson. 2000. «Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology». *Bulletin of the Ecological Society of America*, vol. 81, no 3, p. 226-230.
- Desneux, N., R. J. O'Neil et H. J. S. Yoo. 2006. «Suppression of population growth of the soybean aphid, *Aphis glycines matsumura*, by predators: The identification of a key predator and the effects of prey dispersion, predator abundance, and temperature» *Environmental Entomology*, vol. 35, no 5, p. 1342-1349.
- Dix, T. G. 1969. «Association between the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.) and the clingfish *Dellichthys morelandi* Briggs». *Pacific Science*, vol. 23, no 3, p. 332-336.
- Dixon, A. F. G. 1958. «The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.)». *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. vol. 110, no. 11, p. 319-334.
- Dixon, A. F. G. 1985. *Aphid ecology*. Blackie, Chapman and Hall. New York. USA. 157 p.
- Dixon, A. F. G. 1973. *Biology of Aphid's*. London: Edward Arnold.
- Dixon A. F. G, et P. W. Welling. 1982. «Seasonnality and reproduction in aphids». *International Journal of Invertebrate Reproduction*, vol. 5, p.83-89.
- Dixon, A. F. G., V. Jarosik, A. Honek. 2005. «Thermal requirements for development and resource partitioning in aphidophagous guilds». *European Journal of Entomology*, vol. 102, p. 407-411.
- Eisner, T., K. Hicks, M. Eisner et D. S. Robson. 1978. «"Wolf-in-sheep's-clothing" strategy of a predaceous insect larva». *Science*, vol. 199, no 4330, p. 790-794.
- Elliott, N. C., et R. W. Kieckhefer. 2000. «Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density». *Population Ecology*, vol. 42, no 1, p. 81-90.
- Evans, D. L., et J. O. Schmidt. 1990. *Insect defenses, adaptative mechanisms and strategies of prey ans predators*. New-York. USA. State University of New-York Press. p. 251-288.

- Evans, E. W., et N. N. Youssef. 1992. «Numerical responses of aphid predators to varying prey density among Utah alfalfa fields». *Journal of the Kansas Entomological Society*, vol. 65, no 1, p.30-38.
- Evans, E. W. 2000. «Morphology of invasion: Body size patterns associated with establishment of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in western North America». *European Journal of Entomology*, vol. 97, no 4, p. 469-474.
- Evans, E. W. 2004. «Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species». *Ecology*, vol. 85, no 3, p. 637-647.
- Félix, S., et Soares, A. O. 2004. «Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): The role of body weight». *European journal of entomology*, vol. 101, no 2, p. 237-242.
- Finlayson, C. J., K. M. Landry et A. V. Alyokhin. 2008. «Abundance of native and non-native lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in different habitats in Maine». *Annals of the Entomological Society of America*. vol. 101, no 6, p. 1078-1087.
- Finke, D. L. et R. F. Denno. 2003. «Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations». *Ecological entomology*, vol. 28, no 1, p. 67-73.
- Fischer, M. K., K. H. Hoffmann et W. Voelkl. 2001. «Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance». *Oikos*. vol. 92, no 3, p. 531-541.
- Fraser, B. D. 1988. Predators. In Minks A. K. et Harrewijn P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. Vol. 2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 217-228.
- Fréchette, B., F. Larouche et É. Lucas. 2008. «*Leucopis annulipes* larvae (Diptera: Chamaemyiidae) use a furtive predation strategy within aphid colonies». *European journal of entomology*, vol. 105, no 3, p. 399-403.
- Freier, B., H. Triltsch, M. Möwes et E. Moll. 2007. «The potential of predators in natural control of aphids in wheat: Results of a ten-year field study in two German landscapes». *Biological Control*, vol. 52, no 6. p. 775-788.
- Fritz, R. S. 1982. «An ant-treehopper mutualism: effects of *Formica subsericea* on survival of *Vanduzeeia arquata*». *Ecological Entomology*, vol. 7, no 3, p. 267-276.
- Frommen, J., M. Hiermes et T. C. M. Bakker. 2009. «Disentangling the effects of group size and density on shoaling decisions of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*)». *Behavioral ecology and sociobiology*, vol. 63, no 8, p. 1141-1148.

- Gaimari, S. D., et W. Turner. 1997. «Behavioral observations on the adult and larvae of *Leucopis nonae* and *L. gaimarii* (Diptera: Chamaemyiidae), predators of Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae)». *Journal of the Kansas entomological society*, vol. 70, no 3, p. 153-159.
- Gardiner, M. M., et D. Landis. 2007. «Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies». *Biological control*, vol. 40, no 3, p. 386-395.
- Gardiner, M. M., D. A. Landis, C. Gratton, C. D. DiFonzo, M. O'Neal, J. M. Chacon, M.T. Wayo, N. P. Schmidt, E. E. Mueller et G. E. Heimpel. 2009. «Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance». *Diversity and Distributions*, vol. 15, no 4, p. 554-564.
- Gibson, R. W., et A. D. Rice. 1989. Modifying aphid behaviour. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds). *Aphids. Their biology, natural enemies and control. World crop pests*. Vol. 2C. Elsevier, Amsterdam. p. 209-224.
- Gotte, E., et P. Sell. 2002. «Biological pest management on greenhouse roses using open rearing units of *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) on cereal aphids as a key control strategy». *Gesunde Pflanzen*, vol. 54, no 3-4, p. 80-85.
- Gordon, R. D. 1985. «The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico». *Journal of the New York Entomological Society*, vol. 93, p. 1-912.
- Guénard, B. 2007. «Mutualisme fourmis-pucerons et guildes aphidiphage associée: le cas de la prédation furtive». Thèse de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 120 p.
- Hagley, E. A. C. 1989. «Release of *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae) for control of the green apple aphid, *Aphis pomi* Degeer (Homoptera: Aphididae)». *Canadian entomologist*, vol. 121, no 4-5, p. 309-314.
- Hamilton, W. D. 1971. «Geometry for the selfish herd». *Journal of Theoretical Biology*, vol. 31, no 2, p. 295-311.
- Harizanova, V. 1997. «An evaluation of the parasitoid, *Aphidius colemani* viereck (Hymenoptera: Braconidae) and the predator *Aphidoletes aphidimyza* rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for biological control of *Aphis gossypii* glover (Hemiptera: Aphididae) on cucumber». *Journal of entomological science*, vol. 32, no 1, p. 17-24.
- Harmon, J. P., E. Stephens et J. Losey. 2007. «The decline of native coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) in the United States and Canada». *Journal of Insect Conservation*, vol. 11, no 1, p. 85-94.

- Harris, K. M. 1973. «Aphidophagous Cecidomyiidae (Diptera): taxonomy, biology and assessments of field populations». *Bulletin of Entomological Research*. vol. 63, no 2, p. 305-325.
- Harwood, J., N. Desneux, H. J. S. Yoo, D. L. Rowley, M. H. Greenstone, J. J. Obrycki and R. J. O'Neil. 2007. «Tracking the role of alternative prey in soybean aphid predation by *Orius insidiosus*: A molecular approach». *Molecular Ecology*, vol. 16, no 20, p. 4390-4400.
- Hassell, M. P. 1978. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hironori, Y., et S. Katsuhiko. 1997. «Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field». *Entomophaga*, vol. 42, no 1-2, p. 153-163.
- Héritage Saint-Bernard. 2004. *Guide de l'île Saint-Bernard : À la découverte du refuge faunique Marguerite-D'Youville*.
- Hieber, C. S., et G. W. Uetz. 1990. «Colony size and parasitoid load in two species of colonial Metepeira spiders from Mexico (Araneae:Araneidae)». *Oecologia*, vol. 82, no 2, p. 145-150.
- Hindayana, D., R. Meyhöfer, D. Scholza and H.-M. Poehling. 2001. «Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators». *Biological control*, vol. 20, no 3, p. 236-246.
- Hodek, I. et Honek, A. 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 464 p.
- Hodgson, C., et C. Aveling. 1988. Anthocoridae. In Minks A.K. et Harrewijn P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pest*. vol. 2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 279-289.
- Hoogendoorn, M., et G. E. Heimpel. 2002. «Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid». *Biological Control*, vol. 25, no 3, p. 224-230.
- Hopper, J. V., E. H. Nelson, K. M. Daane, N. J. Mills. 2011. «Growth, development and consumption by four syrphid species associated with the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, in California». *Biological Control*, vol. 58, no 3, p. 271-27.
- Hosseini, M., A. Ashouri, A. Enkegaard, W. W. Weisser, S. Hossein G. Mahdi, N. Mahalati, H. Reza et S. Moayeri. 2010. «Plant quality effects on intraguild predation between *Orius laevis* and *Aphidoletes aphidimyza*». *Entomologia experimentalis et applicata*, vol. 135, no 2, p. 208-216.

- Ioannou, C. C., L. J. Morrell, G. D. Ruxton, J. Krause. 2009. «The effect of prey density on predators: Conspicuousness and attack success are sensitive to spatial scale». *The American Naturalist*, vol. 173, no 4, p. 499-506.
- Ingels, B., et P. De Clercq. 2011. «Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the envahissante ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus* P.». *Biological Control*, DOI: 10.1007/s10526-011-9363-9, p. 1-12.
- Inman, A. J., et J. Krebs. 1987. «Predation and group living». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 2, no 2, p. 31-32.
- Jensen, K. H., et P. Larrson. 2002. «Predator evasion in Daphnia: The adaptive value of aggregation associated with attack abatement». *Oecologia*, vol. 132, no 3, p. 461-467.
- Kajita, Y., H. Yasuda et E. W. Evans. 2006. «Effects of native ladybirds on oviposition of the exotic species, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), in Japan». *Applied Entomology and Zoology*, vol. 41, no 1, p. 57-61.
- Kajita, Y., et E. W. Evans. 2010. «Alfalfa fields promote high reproductive rate of an envahissante predatory lady beetle». *Biological Invasions*, vol. 12, no 7, p. 2293-2302.
- Kenyon, J. 2007. «Can redistribution of breeding colonies on a landscape mitigate changing predation danger?». *Journal of avian biology*, vol. 38, no 5, p. 541-551.
- Koch, R. L., W. D. Hutchison, R. C. Venette et G. E. Heimpel. 2003. «Susceptibility of immature monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), to predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae)». *Biological Control*, vol. 28, no 2, p. 265-270.
- Koch, R. L., et Galvan T. L. 2008. «Bad side of a good beetle: The North American experience with *Harmonia axyridis*». *Biological Control*, vol. 53, no 1, p. 23-35.
- Kriz, J. C., Danielson, S. D., Brandle, J. R., Blankenship, E. E. et Henebry, G. M. 2006. «Effects of aphid (Homoptera) abundance and surrounding vegetation on the encounter rate of coccinellidae (Coleoptera), chrysopidae (Neuroptera), and nabidae (Hemiptera) in Alfalfa». *Journal of entomological science*, vol. 41, no 3, p. 211-220.
- Labrie, G., Lucas É. et Coderre D. 2006. «Can developmental and behavioral characteristics of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* explain its envahissante success?». *Biological Invasion*, vol. 8, no 4, p. 743-754.
- Labrie, G., D. Coderre et É. Lucas. 2008. «Overwintering strategy of multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae): cold-free space as a factor of envahissante success». *Annals of the Entomological Society of America*. vol. 101, no 5, p. 860-866.

- Larochelle, A. 1979. *Les coléoptères coccinellidae du Québec*. Collège Bourget.
- Latham, D. R., et M. J. Mills. 2009. «Quantifying insect predation: A comparison of three methods for estimating daily per capita consumption of two aphidophagous predators». *Environmental Entomology*, vol. 38, no 4, p. 1117-1125.
- Latham, D. R. et M. J. Mills. 2010. «Quantifying aphid predation: the mealy plum aphid *Hyalopterus pruni* in California as a case study». *Journal of Applied Ecology*, vol. 47, no 1, p. 200-208.
- Lodge, D. M. 1993. *Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat changes*. In: Kareiva, P. M., J. G. Kingsolver, R. B. Huey, M. A. Sunderland, eds) *Biotic Interactions and Global Change*. p 87-367.
- Losey, J. E., et R. F. Denno. 1998a. «The escape response of pea aphids to foliar foraging predators: factors affecting dropping behaviour». *Ecological Entomology*, vol. 23, no 1, p. 53-61.
- Losey, J. E., et R. F. Denno. 1998b. «Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations». *Ecology*, vol. 79, no 6, p. 2143-2152.
- Lucas, É., D. Coderre, et J. Brodeur. 1998. «Intraguild predation among aphid predators: Characterization and influence of extraguild prey density». *Ecology*, vol. 79, no 3, p. 1084-1092.
- Lucas, É., et J. Brodeur. 1999. «Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *Environmental Entomology*, vol. 28, no 4, p. 622-627.
- Lucas, É., et J. Brodeur. 2001. «A fox in sheep's clothing: Furtive predators benefit from the communal defense of their prey». *Ecology*, vol. 82, no 11, p. 3246-3250.
- Lucas, É., I. Gagné et D. Coderre. 2002. «Impact of the arrival of *Harmonia axyridis* on adults *Coccinella septempunctata* and *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae)». *European journal of entomology*, vol. 99, p. 457-463.
- Lucas, É. 2005. «Intraguild predation among aphidophagous predators». *European journal of entomology*, vol. 102, p. 351-362.
- Lucas, É., C. Vincent, G. Labrie, G. Chouinard, F. Fournier, F. Pelletier, N. Bostanian, D. Coderre, M.-P. Mignault et P. Lafontaine. 2007a. «The multicolored Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* in Quebec agroecosystems ten years after its arrival?». *European journal of entomology*, vol. 104, p. 737-743.

- Lucas, É., G. Labrie, C. Vincent et J. Kovach. 2007b. *The multicolored Asian ladybeetle, Harmonia axyridis-beneficial or nuisance organism?* In: Vincent, C., M. Goettel, G. Lazarovitz (eds) *Biological control: a global perspective*. CABI Publishing, UK.
- MacArthur, R. H., et E. R. Pianka. 1966. «On Optimal Use of a Patchy Environment». *The American Naturalist*, vol. 100, no 916, p. 603-609.
- Maddox, G. D., et R. B. Root. 1990. «Structure of the encounter between goldenrod (*Solidago altissima*) and its diverse insect fauna». *Ecology*, vol. 71, no 6, p. 2115-2124.
- Mansueti, R. 1963. «Symbiotic Behavior between Small Fishes and Jellyfishes, with New Data on That between the Stromateid, *Peprilus alepidotus*, and the Scyphomedusa, *Chrysaora quinquecirrha*». *Copeia*. vol. 1963, no 1. p. 40-80.
- Mauck, R. A., et K. C. Harkless. 2001. «The effect of group membership on hiding behaviour in the northern rock barnacle, *Semibalanus balanoides*.» *Animal Behaviour*, vol. 62, no 4 p. 743-748.
- Markkula, M., et K. Tiittanen. 1985. *Biology of the midge Aphidoletes and its potential for biological control*. Pages 74-81 in N. W. Hussey and N. Scopes, editors. *Biological pest control: the glasshouse experience*. Cornell University Press, New York, New York, USA.
- Meadow, R. H., W. C. Kelly et A. M. Shelton. 1985. «Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* (Dip.: Cecidomyiidae) for control of *Myzus persicae* (Hom.: Aphididae) in greenhouse and field experiments in the United States». *Entomophaga*, vol. 30, no 4, p. 385-392.
- Messina, F. J., et R. B. Root. 1980. «Association between leaf beetles and meadow goldenrods (*Solidago* spp.) in central New York». *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 73, no 6, p. 641-646.
- Michaud, J. P. 2002. «Biological control of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) in Florida: a preliminary report». *Entomol News*, vol.113, no 3, p. 216-222.
- Milbrath, L. R., M.J. Tauber et C.A Tauber. 1993. «Prey specificity in *Chrysopa*: an interspecific comparison of larval feeding and defensive behavior». *Ecology*, vol. 74, no 5, p. 1384-1393.
- Minks, A. K., et Harrewjin P. (eds). 1987. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol. 2A. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. 450 p.
- Minks, A. K., et P. Harrewjin (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol. 2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. 364 p.
- Minks, A. K., et Harrewjin P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol. 2C. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. 312 p.

- Mooring, M. S., et Hart, B. L. 1992. «Reciprocal allogrooming in dam-reared and hand-reared impala fawns». *Ethology*, vol. 90, 37-51.
- Moran, N. 1984. «The Genus *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae) in Michigan: Key, Host Records, Biological Notes, and Descriptions of Three New Species». *Journal of the Kansas Entomological Society*, vol. 57, no 4, p. 596-616.
- Morgan, M. J., et J. G. J. Godin. 1985. «Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*)». *Zeitschrift für Tierpsychologie*, vol. 70, no 3, p. 236-246.
- Müller, C. B. et J. Brodeur. 2002. «Intraguild predation in biological control and conservation biology». *Biological control*, vol. 25, no 3, p. 216-223.
- Musser, F. R., et A. M. Shelton. 2003. «Factors altering the temporal and within-plant distribution of coccinellids in corn and their impact on potential intraguild predation». *Environmental Entomology*, vol. 32, no 1, p. 575-583.
- Muratori, F. B., Damiens, D., Hance, T., Boivin, G. 2008. «Bad housekeeping: Why do aphids leave their exuviae inside the colony?». *BMC Evolutionary Biology*, vol. 8, no 1.
- Nault, L. R., L. J. Edwards et W. E. Styer. 1973. «Aphid alarm pheromones: secretion and reception». *Environmental Entomology*, vol. 2, no 1, p.101-105.
- Nelson, E. H., et J. A. Rosenheim. 2006. «Encounters between aphids and their predators: The relative frequencies of disturbance and consumption». *Entomologia experimentalis et applicata*, vol. 118, no 3, p. 211-219.
- New, T. R. 1988. Neuroptera. In Minks A.K. et Harrewjin P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol. 2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 249-256.
- Nijveld, W. 1988. Cecidomyiidae. In Minks A.K. et Harrewjin P. (eds). 1988. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol.2B. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 271-276.
- Pell, J. K., J. Baverstock, H. E. Roy, R. L. Ware et M. E. N. Majerus. 2008. «Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: A review of current knowledge and future perspectives». *Biological Control*, vol. 53, no 1, p. 147-168.
- Pfannenstiel, R. S., et K. V. Yeargan. 2002. «Identification and diel activity patterns of predators attacking *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs in soybean and sweet corn.» *Environmental Entomology*, vol. 31, no 2, p. 232-241.

- Phoofolo, M. W., et J. J. Obrycki. 1998. «Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae». *Entomologia Experimentalis et Applicata*, vol. 89, no 1, p. 47-55.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga et D. Morrison. 2000. «Environmental and economic cost of nonindigenous species in the United States». *Bioscience*, vol. 50, no 1, p. 53-65.
- Pickett, J. A., et D. C. Griffiths. 1980. «Composition of aphid alarm pheromones». *Journal of chemical ecology*, vol. 6, no 2, p. 349-360.
- Polis, G. A., C. A. Myers et R.D. Holt. 1989. «The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other Annual review of ecology and systematics». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 20. p. 297-330.
- Ponsen, M. B. 1987. Alimentary Tract. In Minks A.K. et Harrewjin P. (eds). 1987. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*. vol. 2A. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p. 79-97.
- Pulliam, H. R., et T. Caraco. 1984. *Chapter 5. Living in groups: Is there an optimal group size?* In Krebs J.R. et Danies N.B. 1984. *Behavioral ecology: An evolutionnery approach*. 2nd ed. Massachussetts. Sinover associated Inc. p. 122-147.
- Reitz, S. R., et J. T. Trumble. 2002. «Competitive displacement among insects and arachnids». *Annual Review of Entomology*. vol. 47, p. 435-465.
- Rhains, M., H. J. S. Yoo, K. L. Steffey, D. J. Voegtlin, S. S. Clifford, S. Yaninek, R. J. O'Neil. 2010. «Potential of Suction Traps As a Monitoring Tool for *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) in Soybean Fields». *Journal of Economic Entomology*, vol. 103, no 1, p. 186-189.
- Richards, W. R. 1972. «Review of the Solidago-inhabiting aphids in Canada with descriptions of three new species (Homoptera: Aphididae)». *The Canadian Entomologist*. vol. 104, no 1, p. 1-34.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta et C. J. West. 2000. «Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions». *Diversity and Distributions*. vol. 6. no 2, p. 93-107.
- Rincon-Vitova Insectaries Inc. 2006. *Aphidoletes aphidimyza*. Aphid Predatory Midge
- Romey, W. L. 1995. «Position preferences within groups: Do whirligigs select positions which balance feeding opportunities with predator avoidance?» *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 37, no 3, p. 195-200.
- Root, R. 1967. «The niche exploitation pattern of the blue-grey gnat catcher». *Ecological Monographs*, vol. 37, p. 317-50.

- Root, R. B., et N. Cappuccino. 1992. «Patterns in Population Change and the Organization of the Insect Community Associated with Goldenrod.» *Ecological Monographs*, vol. 62, no 3, p. 393-420.
- Rosenheim, J. A., H. K. Kaya, L. E. Ehler, J. J. Marois et B. A. Jaffee. 1995. «Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence». *Biological control*, vol. 5, no 3, p. 303-335.
- Rosenheim, J. A. 1998. «Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations». *Annual Review of Entomology*, vol. 43, 1998, p. 421-447.
- Rosenheim, J. A. 2007. «Intraguild predation: New theoretical and empirical perspectives». *Ecology*, vol. 88, no 11, p. 2679-2680.
- Rutledge, C. E., R. J. O'Neil, T. B. Fox et D. A. Landis. 2004. «Soybean Aphid Predators and Their Use in Integrated Pest Management». *Annals of the Entomological Society of America*, vol 97, no 2, p. 240-248.
- Ruzicka, Z. 1998. «Effects of oviposition-detering pheromone and allomones on *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae)». *European journal of entomology*, vol. 95, no 2, p. 211-216.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson et S. G. Weller. 2001. «The population biology of envahissante species». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 32, p. 305-332.
- Sakuratani, Y., Y. Marsumoto, M. Oka, T. Kubo, A. Fuji, M. Uotani et T. Teraguchi. 2000. «Life history of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Japan». *European Journal of Entomology*, vol. 97, p. 555-558.
- Santi, F., et S. Maini. 2006. «Predation upon *adalia bipunctata* and *harmonia axyridis* eggs by *Chrysoperla carnea* larvae and *Orius laevigatus* adults». *Bulletin of insectology*, vol. 59, no 1, p. 53-58.
- SAS Institute (2007) JMP In, version 7.0.1 SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Sengonca, C. et B. Frings. 1985. «Interference and competitive behaviour of the aphid predators, *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory». *Entomophaga*, vol. 30, no 3, p. 245-251.
- Sentis, A. 2008. «Stratégie de ponte d'un prédateur furtif et conséquences pour la lutte biologique». Thèse (M. en biologie)-Université du Québec à Montréal, 98 p.

- Sentis, A., É. Lucas et W. Vickery. 2012. «Prey abundance, intraguild predators, ants and the optimal egg-laying strategy of a furtive predator» *Journal of insect behavior*, Article in Press, p. 1-14.
- Shiojiri, K., et J. Takabayashi. 2003. «Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter-dilution effects in a tritrophic interaction». *Ecological Entomology*, vol. 28, no 5, p. 573-578.
- Sholes, O. D. V. 1984. «Responses of arthropods to the development of goldenrod inflorescences (Solidago: Asteraceae)». *The American Midland Naturalist*, vol. 112, no 1, p. 1-14.
- Short, B. D., et J. C. Bergh. 2004. «Feeding and egg distribution studies of *Heringia calcarata* (Diptera: Syrphidae), a specialized predator of woolly apple aphid (Homoptera: Eriosomatidae) in Virginia apple orchards». *Journal of Economic Entomology*, vol. 97, no 3, p. 813-819.
- Simberloff, D. 1989. *Which insect introductions succeed and which fail?* In: Drake, J. A., H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson (eds) *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester, UK, p. 61-75.
- Simberloff, D., et P. Stiling. 1996. «Risks of species introduced for biological control». *Biological Conservation*, vol. 78, no 1-2, p. 185-192.
- Skinner, B., et É. Domaine. 2010a. *Rapport sur la situation de la coccinelle à deux points (Adalia bipunctata) au Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Faune Québec. 48 p.
- Skinner, B., et É. Domaine. 2010b. *Rapport sur la situation de la coccinelle à neuf points (Coccinella novemnotata) au Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Faune Québec. 37 p.
- Smith, H.A., et W. E. Chaney. 2007. «A survey of syrphid predators of *Nasonovia ribisnigri* in organic lettuce on the Central Coast of California». *Journal of Economic Entomology*, vol. 100, no 1, p. 39-48.
- Smith, H. A., W. E. Chaney et T. A. Bensen. 2008. «Role of syrphid larvae and other predators in suppressing aphid infestations in organic lettuce on California's Central Coast». *Journal of Economic Entomology*, vol. 101, no 5, p. 1526-1532.
- Snyder, W. E., G. M. Clevenger et S. D. Eigenbrod. 2004. «Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles». *Oecologia*, vol. 140, no 4, p. 559-565.
- Soares, A. O., I. Borges, P. A. V. Borges, G. Labrie et É. Lucas. 2007. «*Harmonia axyridis*: What will stop the invader?». *Biocontrol*, vol. 53, no 1, p. 127-145.

- Stewart-Jones, A., T. W. Pope, D. Fitzgerald et G. M. Poppy. 2007. «The effect of ant attendance on the success of rasy apple aphid populations, natural enemy abundance and apple damage in orchards». *Agricultural and Forest Entomology*, vol. 10, no 1, p. 37-43.
- Sudd, J. H. 1987. Ant aphid mutualism. In Minks A.K. et Harrewjin P. (eds). 1987. *Aphids, their biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests*: vol. 2A. Elsevier, Amsterdam. The Netherlands. p.355-364.
- Sunderland, K. D., J. A. Axelsen, K. Dromph, B. Freier, J.-L. Hemptinne, N. H. Holst, P. J. M. Mols, M. K. Petersen, W. Powell, P. Ruggle, H. Triltsch, L. Winder. 1997. «Pest control by a community of natural enemies». *Acta Jutlandica*, vol. 72. p. 271-326.
- Sutherland, W. J. 1983. «Aggregation and the ideal free distribution». *Journal of Animal Ecology*, vol. 52, no 3, p.821-828.
- Symondson, W. O. C., D. M. Glen, A. R. Ives, C. J. Langdon et C. W. Wiltshire. 2002. «Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years». *Ecology*, vol. 83, no 1, p. 137-147.
- Tenhumberg, B., et H. M Poehling. 1995. «Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions». *Agriculture Ecosystems & Environment*, vol. 52, no 1, p. 39-43.
- Tilman, D. 1997. «Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity». *Ecology*, vol. 78, no 1, p. 81-92.
- Treherne, J. E., et W. A. Foster. 1980. «The effects of group size on predator avoidance in a marine insect». *Animal behaviour*, vol. 28, no 4, p. 1119-1122.
- Treherne, J. E., et W. A. Foster. 1982. «Group size and anti-predator strategies in a marine insect». *Animal behaviour*, vol. 30, no 2, p. 536-542.
- Turchin, P., et P. Kareiva. 1989. «Aggregation in *Aphis varians*: An effective strategy for reducing predation risk». *Ecology*, vol. 70, no 4, p. 1008-1016.
- Turner, G. F., et T. J. Pitcher. 1986. «Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution». *The American Naturalist*, vol. 128, no 2, p. 228-240.
- Turnock, W. J., I. L. Wise et F. O. Matheson. 2003. «Abundance of some native coccinellines (Coleoptera: Coccinellidae) before and after the appearance of *Coccinella septempunctata*». *Canadian Entomologist*, vol. 135, no 3, p. 391-404.
- Uetz, G. W., et C. S. Hieber. 1994. «Group size and predation risk in colonial web-building spiders: analysis of attack abatement mechanisms». *Behavioral Ecology*. vol. 5, no 3, p. 326-333.

- Uetz, G. W., J. Boyle, C. S. Hieber and R. S. Wilcox. 2002. «Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders: the 'early warning' effect». *Animal Behaviour*, vol. 63, no 3, p.445-452.
- Usher, M. B. 1988. «Biological invasions of nature reserves: a search for generalisations». *Biological Conservation*, vol. 44, no 1-2, p. 119-135.
- Van Emden, H. F., et R. Harrington. 2007. *Aphids as crop pests*. Wallingford : CABI. 217p.
- Vance-Chalcraft, H. D. *et al.* 2007. «The influence of intraguild predation on prey suppression and prey release: A meta-analysis». *Ecology*, vol. 88, no 11, p. 2689-2696.
- Varela, S. A. M., É. Danchin et R. H. Wagner. 2007. «Does predation select for or against avian coloniality? A comparative analysis». *Journal of evolutionary biology*, vol. 20, no 4, p. 1490-1503.
- Vitousek, P. M., C. M. Di Antonio, L. Lloyd, L.L. Loope, M. Rejmánek et R. Westbrooks. 1997. «Introduced species: a significant component of human-caused global change». *New Zealand Journal of Ecology*, vol. 21, no 1, p. 1-16.
- Voynaud, L. 2008. «Prédation intragilde entre prédateur actif et prédateur furtif au sein d'une gilde aphidiphage». Thèse de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 74 p.
- Vulinec, K. 1990. *Collective security: aggregation by insects as a defense*. Editors Evans, D.L.; Schmidt, J. O. p. 251-288.
- Watt, P. J., S. F. Nottingham, S. Young. 1997. «Toad tadpole aggregation behaviour: Evidence for a predator avoidance function». *Animal behaviour*, vol. 54, no 4, p. 865-872.
- Way, M. J. 1963. «Mutualism Between Ants and Honeydew-Producing Homoptera». *Annual Review of Entomology*. vol. 8, p. 307-344.
- Ware, R. L., et M. E. N. Majerus. 2007. «Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the envahissante ladybird *Harmonia axyridis*». *BioControl*, doi:10.1007/s10526-007-9135-8.
- Wcislo, W. T. 1984. «Gregarious nesting of a digger wasp as a selfish herd response to a parasitic fly (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae)». *Behavior, Ecology and Sociobiology*, vol. 15, no 2, p. 157-160.
- Weber, D. C., et J. G. Lundgren. 2009. «Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey». *Biological control*, vol. 51, no 2, p. 199-214.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.

- Wrona, J., et R. W. J. Dixon. 1991. «Group Size and Predation Risk: A Field Analysis of Encounter and Dilution Effects». *The American Naturalist*, vol. 137, no 2, p. 186-201.
- Yasuda, H, E. W. Evans, Y. Kajita, K. Urakawa, T. Takizawa. 2004. «Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America». *Oecologia*, vol.141, no. 4, p. 722-731.
- Yoo, H. J. S., et R. J. O'Neil. 2009. «Temporal relationships between the generalist predator, *Orius insidiosus*, and its two major prey in soybean». *Biological control*, vol. 48, no 2, p. 168-180.